

УДК 551.583+581.584+581.526

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСОВ НА ТИХООКЕАНСКОМ МЕГАЭКОТОНЕ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

© 2015 Э.Г. Коломыц

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти (Россия)
Институт фундаментальных проблем биологии РАН, г. Пущино (Россия)

Поступила 10.01.2015

На примере экспериментального полигона в Нижнем Приамурье проведен опыт многомерного эмпирико-статистического моделирования ландшафтных связей в окраинно-материковом секторе мегаэктона, выявлены закономерности структуры и функционирования флористических и фитоценотических образований, характеризующих бореальный экотон Приамурской субпацифики. Установлены основные черты пространственной организации бореальных ландшафтов субпацифического типа. Прслежено взаимопроникновение представителей различных флор и типов леса избирательно по высотным полосам и солярно-циркуляционным экспозициям склонов разной крутизны, а также в связи с литологией коренных пород. Выявлены механизмы возникновения буферных лесных сообществ двух фратрий – маньчжурско-охотской и маньчжурско-ангаридской. Установлено, что елово-широколиственные и неморальные пихтово-еловые леса маньчжурско-охотской фратрии являются эволюционным феноменальным явлением бореальной субпацифики. Подтверждены выдвинутые ранее автором положения о Тихоокеанском мегаэктоне Северной Евразии как очаге эволюционных процессов в континентальной биосфере.

Ключевые слова: эволюционная экология, Северная Евразия, Тихоокеанский мегаэктон, буферные бореальные экосистемы, эмпирико-статистическое моделирование.

Kolomyts E.G. Evolutionary Ecology of Boreal Forests on the Pacific Ocean Mega Ecotone of Northern Eurasia – Territory of Komsomolsk reserve in the Lower by-Amur was used for the multidimensional empirical-statistical modeling of landscape connections, as well as the structure and function of floristic and phytocoenotic formations, which characterize the boreal ecotone of by-Amur sub-Pacific. The main features of spatial organization of the sub-Pacific boreal landscapes were determined. The empirical-statistical ordination of floristic phratries and groups of forest types was performed by the altitudinal-exposure zonality and hydro-lithomorphic factors of the low mountain area of the Lower by-Amur. The mechanisms of emergence of buffer forest communities of the two phratries (Manchurian-Okhotian and Manchurian-Angaridian) were revealed. It was shown that spruce/broad-leaved and nemoral fir/spruce forests of the Manchurian-Okhtian phratric are an evolutionary phenomenon of the boreal sub-Pacific. The previously postulated propositions about the Pacific Ocean mega-ecotone of Northern Eurasia as a focus of evolutionary processes in the continental biosphere were confirmed.

Key words: evolutionary ecology, Northern Eurasia, Pacific ocean megaecotone, buffer boreal ecosystems, empirical-statistical modeling.

ВВЕДЕНИЕ

Экотонные биогеосистемы являются переходными зонами между контрастными природными средами. Это наиболее динамичные структурно-функциональные подразделения биосферы, с повышенным «напряжением» вещественно-энергетических взаимодействий и с наиболее ярко выраженным проявле-

Коломыц Эрланд Георгиевич, доктор географических наук, профессор, заведующий лабораторией ландшафтной экологии, egk2000@mail.ru

нием новых, эволюционных тенденций в окружающей среде (Одум, 1975; Сочава, 1979; Залетаев, 1997; Коломыц, 2005). В широком спектре современных представлений об экотонах (Соловьева, Розенберг, 2006) немаловажное место занимает их ландшафтное содержание, что привело к возникновению понятия ландшафта-экотона, или геоэкотона (Залетаев, 1984; Преображенский, 1986). Латеральные потоки и соответствующие им межкомплексные связи на геоэкотонах создают пространственно-временную упорядоченность природных комплексов всех уровней иерархии: от материкового или океанического сектора до ландшафтной фации (Мильков, 1981; Залетаев, 1984; Hansen, di Castry, 1992). Долготные климатические секторы или морфотектонические пояса, с одной стороны, и почвенно-геохимические катены с соответствующими фитоценологическими спектрами – с другой, составляют две крайние ступени иерархической лестницы географических экотонов.

С другой стороны, геоэкотоны – это наиболее чувствительные (и соответственно наименее устойчивые) фрагменты природно-территориальной мозаики (Арманд, 1955; Сочава, 1979; Залетаев, 1989). Анализируя состояние и динамику локальных природных комплексов на геоэкотоне, исследователь получает в руки своего рода «быстротекущую модель» их возможной местной реакции на фоновые возмущения глобальной климатической системы. Поэтому изучение структурно-функциональной организации биогеосистем на экотонах имеет и общее применительно к региональной экологии научно-методическое значение (Преображенский, 1986; Hansen, di Castry, 1992; Залетаев, 1997 и др.), причем весьма важное для региональных и локальных ландшафтно-экологических прогнозов (Коломыц, 2003, 2008).

подавляющее большинство работ, как в нашей стране, так и за рубежом, касается изучения локальных фитоэкотонов (Риклефс, 1970; Одум, 1971; Уиттекер, 1980; Armand, 1992; Hansen, di Castry, 1992 и др.), что связано с проблемами дискретности и континуума растительного покрова, биоразнообразия, а также распределения видов и сообществ по градиентам абиотических факторов и на границах контрастных природных сред. В этом аспекте созданы различные классификационные схемы экотонов, рассмотренные в работе (Соловьева, Розенберг, 2006). Известны также исследования экотонов более высокого таксономического ранга, например, зональные геоэкотоны и ороэкотоны (Риклефс, 1979; Мильков, 1981; Коломыц, 1988; Bailey, 1996; Залетаев, 1997 и др.).

В настоящей работе освещается проблема изучения более сложного экотонного объекта – материковой Тихоокеанской окраины Евразии, входящей в подвижной пояс планеты (Хаин, 1973; Герасимов, 1986) и отличающийся не только обостренным, но и усложненным взаимодействием материка и океана муссонного типа (Гарцман, 1971) благодаря преломляющему воздействию тектонически активной горно-долинной морфоструктуры (Худяков, 1977) на климатическую систему. Сочетание указанных факторов на протяжении последних этапов геологической истории постоянно обостряли и усложняли лесообразовательные процессы, что привело к созданию известного флористического богатства и фитоценологического разнообразия растительного покрова островной и окраинно-материковой суши Тихоокеанского кольца. Возрастной (по геологическому масштабу времени) ряд геоэкотонных объектов здесь представляет собой определенные узловые этапы эволюционной траектории экзогенного ландшафтогенеза в континентальной биосфере (Коломыц, 1987). Стратегия данного научного поиска направлена на установление зо-

нально-региональных и локальных закономерностей ландшафтной организации в различных морфотектонических и макроклиматических секторах Тихоокеанского мегаэктона Евразии, который рассматривается нами как природная лаборатория для изучения современного этапа развития географической оболочки.

Территориально объект нашего исследования ограничен Нижним Приамурьем – субширотной подтаежной зоной, которая знаменует собой биоклиматический переход на Тихоокеанской окраине материка от бореального пояса к поясу суббореальному (Сочава, 1979; Исаченко, 1985). Согласно (Базилевич и др., 1986), эта зона является Дальневосточной ветвью трансконтинентального бореального биоклиматического экотона Евразии. Бореальный экотон в Нижнем Приамурье представлен главным образом смешанными (хвойно-широколиственными) и хвойными лесами, которые мы объединяем в общее понятие бореальных лесов.

По всему комплексу природных взаимосвязей В.Б. Сочава (1980) включает территорию Нижнего и Среднего Приамурья в *субпацифику* – окраинно-материковое географическое пространство мезозойского геологического возраста, переходное от островной, полуостровной и прибрежно-океанической кайнозойско-вулканогенной *неопацифики* к гораздо более древней (палеозойской) *палеопацифике*, входящей в Сибирскую платформу. В соответствии с этим ландшафты субпацифики имеют в целом, как океанические, так и континентальные черты, соотношение которых в каждом долготном секторе и высотном поясе обусловлено степенью проявления летнего тихоокеанского муссона и зимнего сибирского антициклона.

Изучение флорогенетических основ формирования и развития растительного покрова Приморско-Приамурской субпацифики было начато акад. В.Л. Комаровым и продолжено плеядой выдающихся отечественных геоботаников и палеогеографов – А.Н. Криштофовичем, В.В. Васильевым, Б.А. Ивашкевичем, В.Б. Сочавой, Б.П. Колесниковым и др. В их фундаментальных работах, опубликованных в 30-60-х годах прошлого века, на огромном фактическом материале разработаны основные положения теории эволюции лесных формаций Юга Дальнего Востока, вопросы происхождения, флорогенеза и фитоценологии маньчжурского смешанного леса как основной формации бореального пояса на восточной окраине Азиатского материка. Дальнейшее развитие проблем генезиса и эволюции бореальных лесов Тихоокеанского мегаэктона Евразии нашло отражение в работах (Бобров, 1980; Урусов, 1988; Nakamura, Krestov, 2005; Ганзей, 2008 и др.).

Все эти работы, имеющие описательный характер, послужили идеологической основой нашего научного поиска. Они также широко использовались при содержательной интерпретации результатов ландшафтно-экологического моделирования. С другой стороны, полученные нами эмпирико-статистические модели придали гораздо большую строгость выявленным закономерностям формирования, эволюции и пространственного распределения лесных экосистем Приамурской субпацифики.

В трактовку Тихоокеанского мегаэктона Евразии как эволюционной модели континентальной биосферы существенный вклад внес опыт палеогеографического и биогеографического изучения Берингии и Хультении, охватывающих наиболее сближенные (в прошлом неоднократно соединявшиеся) части Северо-Восточной Азии и Северо-Западной Америки (Hulten, 1968; Hopkins, 1972; Юрцев, 1974; Brigham-Grette, 2000; Крестов, 2004). Установлено, что окраинно-материковые и островные территории внетропической части Тихоокеанского кольца являлись «генераторами» и «хранителями» континентальных и океанических элементов биоты на

фоне пульсационного режима абиотической среды. Полученные нами эмпирические ландшафтно-экологические модели Приамурской субпацифики подтвердили, что резко выраженные на мегаэкотоне современные орографические и климатические контрасты по градиенту океаничность–континентальность поддерживают работу этого «флорогенетического узла» и обеспечивают устойчивое существование смешанных (буферных) природных экосистем, с сохранением множества реликтовых видов фитобиоты и растительных сообществ.

Настоящее исследование исходит из наиболее общего понятия экологии «как науки о структуре и функциях природы» (Одум, 1975, с. 10). Это предполагает широкое комплексирование экологических и ландшафтно-географических методов исследования, с трактовкой природной среды с позиций теории систем, позволяющей установить механизмы экологических связей в том или ином геопространстве (Сочава, 1970). Ландшафтная организация включает, как известно, два взаимосвязанных, но противоположных процесса – интеграцию различных геокомпонентов в целостные природные единства (ландшафты) и дифференциацию этих единств на относительно обособленные территориальные части разного масштаба, т.е. соподчинение их структурных уровней – локального, регионального и планетарного. Такая двойственность организации географического пространства (интеграция–дифференциация) находит отражение в двух ветвях иерархии гео(эко-)систем – компонентной и ареальной (Геттнер, 1930). Соответственно различают два основных типа моделей ландшафтной организации – моносистемный и полисистемный (Преображенский, 1969).

Мы исходим также из расширенной трактовки понятия эволюции (Мазинг, 1970), которое охватывает надпопуляционные (биоценотический и ландшафтный) уровни организации живого, где многие «внешние» по отношению к нему абиотические факторы становятся «внутренней» средой и включаются в состав самой экосистемы данного уровня. В процессе эволюции возникают и развиваются новые экологические связи и отношения в масштабе не только отдельных популяций, но и целых сообществ (Пианка, 1981). В познании этого явления важное значение имеет учение о видовых рядах (series) как части концепции «естественно-исторического вида». Разработанная В.Л. Комаровым (1940, 1947) на примере Юго-Восточной и Центральной Азии данная концепция открыла путь к решению сложных проблем флоро- и фитоценогенеза этого специфического и контрастного растительного мира (Кожевников, 1997). В комаровской концепции вид имеет не морфологическую, а филогенетическую трактовку, а также эколого-географическое содержание, тесно связанное с пространством и временем, поэтому «метод рядов дает понятие о ходе эволюции <...> и позволяет <...> восстановить тот естественный процесс расчленения организмов путем расхождения признаков, процесса приспособления к среде и пр., который лежит в основе процесса видообразования» (Комаров, 1940, с. 62). В свете данной концепции одним из основных объектов нашего эволюционно-экологического исследования послужили флорогенетические комплексы Приамурской субпацифики.

К числу основных критериев оценок эволюционного прогресса ландшафтно-экологических систем относятся: а) сложность и упорядоченность их моно- и полисистемной структуры (Солнцев, 1981, 1997); б) первичная продуктивность и интенсивность биологического круговорота (Базилевич и др., 1986; Базилевич, 1993); в) степень автономности (относительной независимости) и устойчивости экосистем (Пузаченко, 1983; Солнцев, 1997); г) эффективность использования ими веществ-

венно-энергетических ресурсов (Шварц, 1973; Герасимов, 1985); д) «мощность» средообразующего влияния их ценотического «ядра» (Колесников, 1956; Исаков и др., 1986). Перечисленные критерии были использованы при эволюционно-экологическом анализе бореальных лесов Приамурской субпацфики. При этом, согласно (Керженцев, 2001), главным признаком эволюционного лесообразовательного процесса считалось появление нового ранее отсутствовавшего таксона классификации.

Как известно, «все многообразие биоты детерминировано в конкретном диапазоне факторов среды» (Керженцев, 2001, с. 21). В эволюции биосферы огромные значения сыграли сверхвековые, тысячелетние и миллионлетние климатические колебания (Будыко, 1990), создававшие на протяжении целых геологических эпох условия для естественного отбора более совершенных видов, популяций и биотических сообществ, а также для развития новых экологических равновесий в природе, с более высоким био- и геообразнообразием. Идеология эволюционно-экологического поиска, представленного в данной работе, включала в себя следующие узловые теоретические положения ландшафтной экологии, касающиеся реакции наземных экосистем на климатические воздействия.

1. Устойчивое функционирование экосистем в относительно стабильной гидротермической среде обеспечивается в первую очередь почвенно-биотическими механизмами их моносистемной организации и саморегуляции (Сочава, 1974). В основе этих механизмов лежат *межкомпонентные взаимодействия* – вертикальные ландшафтные связи, которые осуществляют стабилизирующий отбор, поддерживающий модальный фенотип данной системы, по терминологии (Пианка, 1981), и придающий ей, как мы полагаем, определенную *геотопическую ареальную устойчивость*.

2. Толчком к преобразованию гео(эко-)систем при новом климатическом сигнале служит обострение *межкомплексных взаимодействий* (Злотин, 1987), т.е. горизонтальных (латеральных) связей и отношений *в системе ландшафтных сопряжений (катен)*. Многозначное преломление этого сигнала местными геоморфологическими и гидроэдафическими факторами создает и обостряет гетерогенную среду.

3. Развивается дизруптивный отбор, способствующий образованию двух и более модальных фенотипов (Пианка, 1981). Возникает неизбежное *пространственное многообразие локальных и региональных функционально-структурных перестроек* экосистем при одном и том же фоновом сигнале. Этот системообразующий процесс направлен на достижение фитобиотой нового *эволюционного климакса* (Криштофович, 1946) в данных зонально-региональных условиях.

4. При нарушенной катенарной организации экосистем *фитобиота* как наиболее динамичный геокомпонент *играет ведущую преобразующую роль* (Симонов, 1982). Основной движущей силой экосистемных перестроек становятся *конкурентные отношения экологических ниш растительных сообществ* (Свирижев, Логофет, 1978) в пространстве новых гидротермических полей. Благодаря конкуренции происходит экологическая диверсификация – разделение ниш, благоприятствующее развитию более сложных биотических образований (Пианка, 1981). Эволюция осуществляется миграционными процессами в растительном покрове (Васильев, 1946), поэтому экосистемы переходят в *новый тип ареальной устойчивости – миграционный*, который сопровождается ростом эффективности использова-

ния вещественно-энергетических ресурсов, всегда в той или иной мере ограниченных.

Излагаемые в монографии результаты исследований имеют одну из важных конечных целей – создание для геоэкотонных систем научно-методической базы локального мониторинга региональных изменений природной среды в свете предстоящих глобальных изменений климата. Это достаточно трудоемкий, но в то же время наиболее эффективный метод прогнозно-экологического исследования. Гео- и экосистемы топологического уровня представляют собой «первичный аппарат энергетического и материального обмена в геосфере» (Сочава, 1974, с. 5), поэтому сфера геотопов представляет собой наиболее комплексную и активную часть природной среды, ее функциональное ядро (Тимофеев-Ресовский, Тюрюканов, 1966; Нэф, 1968; Крауклис, 1979; Хаазе, 1980 и др.). Локальные биохорологические системы характеризуют в каждом регионе не только его зонально-региональный фон, но и типичное разнообразие местных отклонений от этого фона, которые могут имитировать фоновые характеристики других регионов, нередко весьма отдаленных. Многообразию локальных природно-территориальных структур должно соответствовать и многообразие их ответной реакции на глобальные изменения, что позволяет существенно раздвинуть рамки данной модельной территории и выйти на обобщения зонально-регионального масштаба. Именно в этом кроется способность локальных ландшафтных сопряжений (катен), выявляемых на том или ином экспериментальном полигоне, характеризовать в целом данную мегаэкотонную систему или ее отдельную крупную часть.

Научно-методическая значимость топологического ландшафтно-экологического подхода состоит в том, что он позволяет широко использовать известные приемы моделирования межкомпонентных и межкомплексных связей (Арманд, 1975; Андреев, 1980; Пузаченко, Скулкин, 1981; Коломыц, 1984, 2008 и др.) и вводить, таким образом, определенную меру в характеристики структурной и функциональной организации гео(эко-)систем. В ландшафтной географии количественные оценки до сих пор использовались применительно лишь к морфологии природных комплексов (Ивашутина, Николаев, 1972; Роосааре, 1982; Викторов, 2006; Ганзей, 2010) и совершенно не касались причинных механизмов возникновения этой морфологии, т.е. самих ландшафтных связей.

Проведенный нами эволюционный ландшафтно-экологический анализ основан на построении *дискретных эмпирико-статистических моделей природных экосистем*, по определению (Розенберг, 1984). Эти модели описывают категорию самоорганизующихся систем, и в них могут быть адекватно отражены процессы естественного отбора как главной движущей силы эволюционного процесса. При самоорганизации происходит замена системы на качественно новую, поэтому самоорганизация становится механизмом эволюции природных экосистем (Арманд, 1988; Шестаков, Дроздов, 1992). Хотя в самоорганизующихся моделях не находят прямого отображения процессы функционирования экосистемы, об этих процессах мы можем косвенно судить по дискретным входным и выходным параметрам биологического круговорота, что и было нами реализовано.

Ландшафтно-экологический анализ, основанный на эмпирико-статистических моделях, позволяет с достаточной строгостью выявлять истоки и описывать закономерности фитоценологических и ландшафтообразующих процессов, в том числе эволюционных, создавать научно-методический плацдарм для последующего эко-

логического прогнозирования в свете тех или иных глобально-региональных климатических прогнозов.

1. ТИХООКЕАНСКИЙ МЕГАЭКОТОН СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ КАК ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОДЕЛЬ КОНТИНЕНТАЛЬНОЙ БИОСФЕРЫ

1.1. Оро-климатические взаимодействия на мегаэктоне и их экологические следствия. Тихоокеанский оро-климатический мегаэктон Северной Евразии охватывает восточную тектонически активную окраину материка и островную сушу в пределах умеренного и субарктического географических поясов. Эта переходная зона характеризуется субмеридиональной протяженностью разновозрастных морфоструктурных поясов и резко выраженной широтной и долготно-секторной дифференциацией климата. Она входит в глобальный пояс конвергенции вещественно-энергетических потоков на земной поверхности – так называемый подвижной пояс планеты (Хаин, 1973; Герасимов, 1986). Процесс взаимодействия и взаимопревращения двух основных типов географической среды – океанического и материкового, – в этой «континентально-океанической шовной зоне» чрезвычайно динамичен (Худяков, 1977; Мещеряков, 1981; Герасимов, 1986), поэтому островные, полуостровные и прибрежно-материковые территории суши (а также сопряженные с ними шельфовые акватории) представляют собой весьма благоприятные объекты для изучения современного геологического этапа развития биосферы, поскольку этот этап наиболее ярко выражен именно в Тихоокеанском подвижном поясе. Известные биогеографические и ландшафтные исследования в подвижных океанических поясах (Воронов, 1972; Жучков и др., 1973; Игнатъев, 1979; Дьяконов, Пузаченко, 2005) дают основание для этого научного поиска.

В пределах Азиатско-Тихоокеанского мегаэктона отчетливо выделяются также экотоны более низких таксономических уровней (макро- и мезоэкотоны), которые образованы широтной и долготно-секторной контрастной дифференциацией радиационно-термических и циркуляционных полей в атмосфере, а также субмеридиональной упорядоченностью морфоструктурных поясов (различных по возрасту и современной тектонической активности) и зон экзогенного рельефообразования, с соответствующими парагенезисами почв и растительности.

В соответствии с основными положениями геотектоники (Хаин, 1973; Герасимов, 1986) и глобальной климатологии (Блюдген, 1973), все континентально-океанические экотоны группируются в два типа – атлантический и тихоокеанский. Тихоокеанской переходной зоне Евразии, в отличие от атлантической (Хаин, 1973), свойственны следующие черты.

1. Мегаэктон в целом является *горным сооружением, с активным проявлением вулканизма, как в недавнем геологическом прошлом, так и в настоящее время.* Он приурочен к деструктивным литосферным границам (областям субдукции в зонах Заварицкого-Бениофа), т.е. к зонам конвергенции восходящего глобального литодинамического потока и сжатия литосферы. Это обуславливает:

а) длительную тектоническую нестабильность данной материковой окраины, с интенсивным воздействием вулканизма на биотическую среду (Мархинин, 1980) – гораздо более эффективным, нежели влияние климатических колебаний и океанических трансгрессий–регрессий (Wood, Kienle, 1990);

б) высокую геоморфологическую контрастность (парагенез островодужных горных цепей и глубоководных желобов);

в) наконец, отчетливо выраженную меридиональную возрастную секторность суши (Герасимов, 1986).

Речь идет о поясе не только древнего и современного образования земной коры континентального типа, но и самого возрастного наращивания материка – возвратно-поступательного процесса, который продолжается в течение всего фанерозоя. Пространственное многообразие и контрастность ландшафтообразующих условий создаются здесь в первую очередь морфотектоникой. Орогенические и эпейрогенические поднятия, формирующие горные цепи, активизируют миграционные биогеогеографические процессы, устанавливая связи и, наоборот, создают явления изоляции, и таким образом выступают как основные факторы эволюции растительного покрова (Криштофович, 1946; Урусов, 1988). Например, тектонические сдвиги и поднятия хребтов Сихотэ-Алиня, Баджальского и других в начале плейстоцена положили начало трансформации на Юге Дальнего Востока плиоценовых лесных формаций в современные (Сочава, 1946, 1950).

2. Данная переходная зона – арена обостренного ритмичного гидротермического взаимодействия материка и океана муссонного типа. Судя по сезонной динамике розы ветров (Ганзей, 2010), муссонная циркуляция распространяется вплоть до Курильской островной дуги. Резкая сезонная смена взаимодействия суши и моря создает большое разнообразие ландшафтообразующих сред в пределах относительно небольших территорий и частое перекрытие экологических ниш для почвенно-биотических компонентов. Абиотическая среда «предлагает» биоте целый набор возможных режимов и структур; отсюда – повышенная конкурентность видов и целых сообществ, смешение флор и фаун, их известное богатство и пространственное разнообразие по своим жизненным формам. Периодическая смена природной обстановки дает импульс новым формообразовательным процессам, ускоряет направленные (адаптивные) и случайные трансформации геонифонда растений и открывает возможности для гибридогенеза (Tatewaki, 1963; Hulten, 1968; Юрцев, 1974; Бобров, 1980). Западная граница Тихоокеанской муссонной области проходит по верховьям Амура и Большому Хингану (Алисов, 1956).

3. Сам Тихоокеанский мегаэктон Евразии является трехмерным образованием. Он создан процессами экотонизации биосферы трех типов: широтного (макро-климатического), долготно-секторного (макро-орографического) и высотного (мезо-ороклиматического), – и это четко отражено в формационной структуре растительного покрова (рис. 1.1). В условиях высоких меридиональных гидротермических градиентов, осложненных горно-долинным рельефом, на материковой окраине возникают резко выраженные региональные и локальные контрасты фитоценологических и ландшафтных структур (Коломыц, 1977). Это создает высокую мозаичность растительного покрова, вызывает трансгрессию видов и целых сообществ, а также частые зональные и высотные инверсии, что благоприятствует образованию экотонных биотических систем.

Бассейн Амура является сферой контакта шести фратрий растительных формаций: берингийской, ангаридской, урало-сибирской, маньчжурской, монголо-китайской и горно-тундровой, – и здесь широко распространены буферные формации (Сочава, 1980). Вся подтаежная темнохвойнолесная зона в среднегорьях по своим гидротермическим условиям (табл. 1.1) считается переходной от южной тайги к субнеморальным и неморальным лесам (Колесников, 1969 б; Букс, 1977).

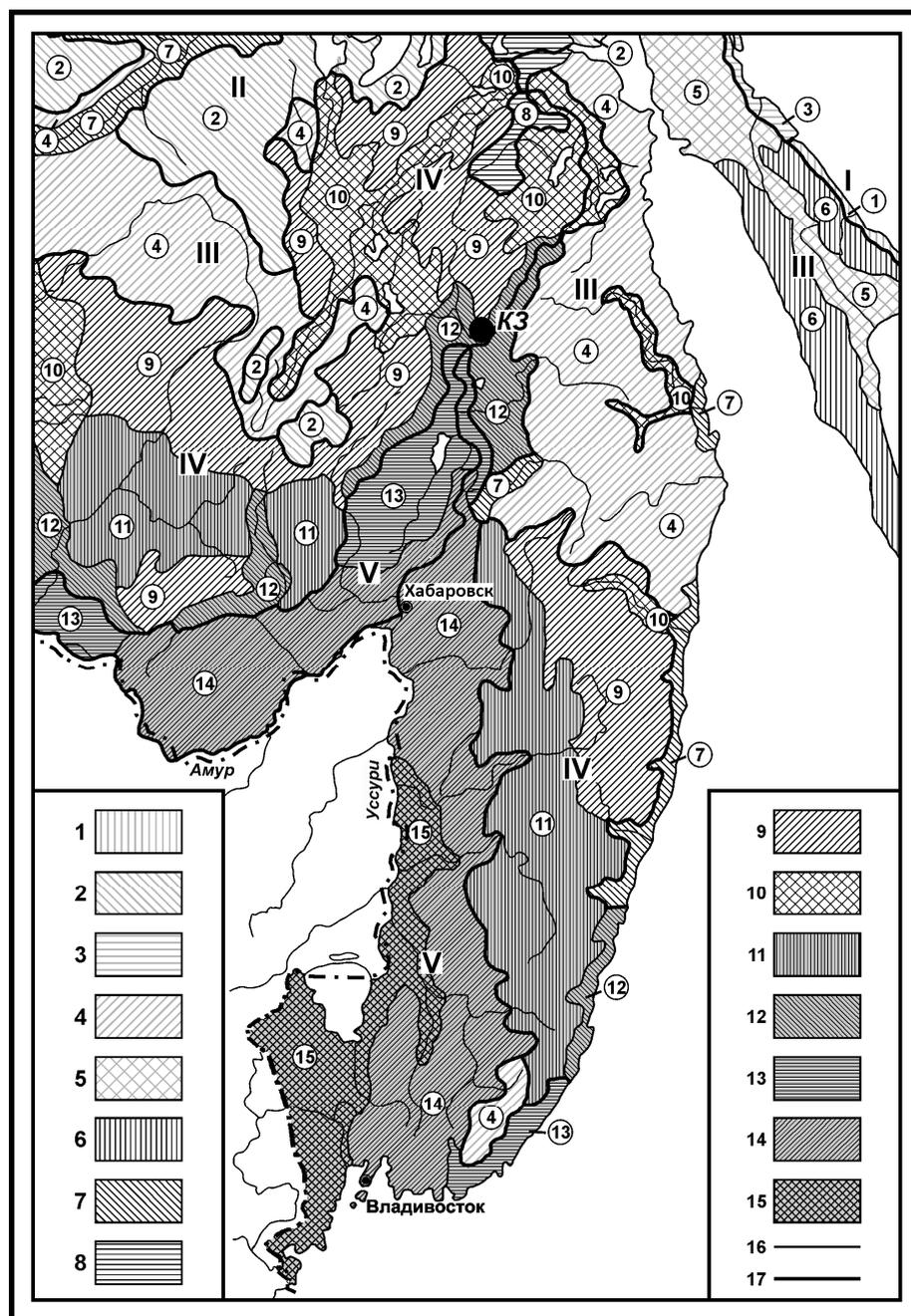


Рис. 1.1. Эколого-фитоценотическая карта южной части Тихоокеанского мегаэотона Северной Евразии [по: Сочава, Байбородин (1977), с добавлениями]:

I–V – зональные типы растительных формаций; 1–15 – группы растительных формаций (расшифровку см. в таблице); 16 – границы групп формаций; 17 – границы зональных типов формаций; **КЗ** – район Комсомольского государственного заповедника

4. Формирование Тихоокеанского геоэотона тесно связано с историей развития географической среды в мезо-кайнозое, когда происходили не только основные процессы горообразования на восточной окраине Азиатского материка, но и приобретались основные современные черты муссонно-континентального климата. Притихоокеанская материковая окраина в кайнозое испытала серьезные неотектонические преобразования, связанные с корблением земной коры, наращиванием ее мощности, перестройкой палеозойских и мезозойских структур и созданием новообразованных орогенных депрессионных морфоструктур. Бассейн Амура в виде, близком к современному, существовал с начала неогена (Никольская, 1969). Разви-

тие зон повышенной магматической проницаемости и трещиноватости обусловило базальтовый вулканизм, формирование тафро- и рифтогенных впадин: Зейско-Буреинской, Средне-Амурской, Амуро-Тугурской, Анадырско-Пенжинской, Татарского пролива. Смещение гранитизации земной коры от внутриконтинентальных регионов к материковой окраине привело к созданию продольно вытянутых орогенно-сводовых поднятий асимметричного строения. В позднем кайнозое это способствовало развитию асимметричных ландшафтов на макросклонах крупных нагорий (Сихотэ-Алиня, Западного Приохотья, Коряцкого нагорья) (Худяков и др., 1972). Широкая зональность осложнилась долготной секторностью, которая была создана меридионально вытянутыми орографическими барьерами.

Таблица 1.1

Южная часть Дальнего Востока. Зональные типы и группы растительных формаций, их осредненные гидротермические условия и средняя продуктивность
(по: Сочава, Байборodin, 1977)

Экспликация к корреляционной эколого-фитоценотической карте

Зональные типы формаций	Группы формаций (номер и краткая характеристика)	Сумма активных температур, °С	Коэффициент увлажнения	Продуктивность, т/га·год
I. Преддундровые и подольцовые редколесья	1. Приморские луга и пустоши с зарослями ольховника и кедрового стланика	600–800 холодные	$\geq 2,0$ избыточно влажные	4–6 низкопродуктивные
	2. Средне- и высокогорные лиственничные редкостойные леса, заросли кедрового стланика	800–1000 умеренно холодные	1,3–2,0 влажные	2–4 низкопродуктивные
II. Северотаежно-еловые леса. Горнотаежные леса редуцированного развития	3. Низкогорные лиственничные багульниково-разнотравные леса	1000–1200 умеренно холодные	1,3–2,0 влажные	2–4 низкопродуктивные
	4. Среднегорные лиственничники багульниковые и рододендровые и производные леса	1200–1400 умеренно теплые	1,3–2,0 влажные	8–10 высокопродуктивные
III. Среднетаежные леса. Горнотаежные леса раниченного развития	5. Лиственничники багульниково-зеленомошные и сфагновые болота	1200–1400 умеренно теплые	1,3–2,0 влажные	6–8 повышеннопродуктивные
	6. Низко- и среднегорные елово-пихтовые зеленомошные леса с кедровым стлаником	1400–1600 умеренно теплые	1,3–2,0 влажные	8–10 высокопродуктивные
	7. Лиственничники багульниково-зеленомошные, пихтово-еловых леса, сфагновые мари и травяные болота	1400–1600 умеренно теплые	1,3–2,0 влажные	8–10 высокопродуктивные
	8. Сосновые и сосново-лиственничные кустарничково-травяные и зеленомошные леса	1400–1600 умеренно теплые	0,7–1,2 умеренно влажные	6–8 повышеннопродуктивные

Окончание таблицы 1.1.

IV. Южнотаежные и подтаежные леса. Горнотаежные леса оптимального развития	9. Среднегорные пихтово-еловые зеленомошные леса и их восстановительные серии	1600–1800 теплые	1,3–2,0 влажные	> 10 максимально-продуктивные
	10. Южнотаежные лиственничники травяно-кустарничковые и лиственничные мари	1600–1800 теплые	0,7–1,2	6–8 повышенно-продуктивные
	11. Среднегорные пихто-ельники кустаничково-травяные с неморальными элементами	1800–2000 теплые	1,3–2,0 влажные	> 10 максимально-продуктивные
	12. Подтаежные неморально-травяные лиственничники, кедрово-широколиственные леса, мари и заболоченные луга	1800–2000 теплые	0,7–1,2 умеренно-влажные	> 10 максимально-продуктивные
V. Субнеморальные леса, равнинные и горные	13. Березовые и осиновые травяные леса с фрагментами коренных, с вейниковыми лугами, ерниками, болотами	2000–2200 очень теплые	0,7–1,20 умеренно-влажные	8–10 высокопродуктивные
	14. Широколиственные и хвойно-широколиственные крупнотравные леса и их восстановительные серии	2200–2400 очень теплые	0,7–1,2 умеренно-влажные	> 10 максимально-продуктивные
	15. Дубовые и полидоминантные широколиственные леса и редколесья и их восстановительные серии	2400–2800 Жаркие	0,7–1,2 умеренно-влажные	8–10 высокопродуктивные

Входя в глобальный пояс конвергенции вещественно-энергетических потоков на земной поверхности и будучи связанным с тектонически подвижной земной корой, Тихоокеанский мегаэктон Евразии начиная с середины мезозоя служит *одним из истоков формирования континентальной биосферы*. Здесь сосредоточены условия для развития очаговых биоценологических процессов (Юрцев, 1974) и формирования таксонов растений и животных высокого систематического ранга (Панфилов, 2005), для появления в фитоценологических структурах новых устойчивых новообразований (Криштофович, 1946). Такими условиями в геологической истории являлись: 1) часто повторявшееся соединение и разобщение островной и окраинно-материковой суши, вызывавшие периодическую изоляцию биоценологических комплексов и взаимообмен между ними, что способствовало ускорению эволюционного развития популяций растений и животных, а также созданию разнообразия их современных адаптаций; 2) интенсивное горообразование и вулканизм, создававшие первичную высотную дифференциацию биоты на гористых островах Пацифида, с постоянным появлением незаполненных экологических ниш, куда шла миграция модификаций бионтов из соседних высотных поясов. Первичные высотнопоясные группировки организмов и экосистем послужили основой формирования зональных типов географической среды на равнинах всех континентов. Таковы некоторые узловые положения выдвинутой Д.В. Панфиловым (2005) концепции *эволюционной биогеографии*.

Биоклиматические системы основных меридиональных секторов мегаэктона имеют весьма различный возраст. Современная зональная и высотнопоясная

структура на окраине материка, со смешением флор из представителей субарктических, бореальных и субтропических видов, сформировалась в раннем палеогене – 60–65 млн. лет назад (Архипов, Николаев, 1972; Ушаков, Ясаманов, 1980). В южной же части Курильской дуги биоклиматическая зональность, близкая к современной, установилась лишь в конце плиоцена, т.е. не более 2 млн. л.н. (Лучицкий, 1974).

Характерная для внутренних районов Евразии широтная зональность ландшафтов на Тихоокеанском мегаэкотоне затушевывается их долготной секторностью, многие физико-географические рубежи совпадают с геологическими границами, а муссонно-континентальный климат поддерживает исторически сложившееся смешение в каждом зональном типе растительных формаций северных и южных видов, способствуя выработке у них достаточно широкой экологической пластичности. Благодаря этому, например, пихтово-еловые леса Среднего и Южного Сихотэ-Алиня, каменноберезняковые сообщества Камчатки и высокоствольные чозениевые пойменные леса по берегам Колымы, Анадыря и Пенжины, будучи трансформированными реликтами третичной растительности обширных пространств Евразии (Колесников, 1969 б; Реутт, 1970), являются устойчивыми компонентами современных ландшафтов Дальнего Востока.

Экологической пластичностью обладают основные лесообразующие породы бореальных и субнеморальных лесов Азиатской субпацифики. Прежде всего, следует отметить их исторически сложившуюся высокую морозостойкость, обусловленную повышенным уровнем обмена веществ и анатомо-морфологическими свойствами растений (Петухов, 1980), что позволяет им выживать в период действия зимнего континентального муссона. В темнохвойной тайге ель аянская достаточно холодоустойчива и в то же время весьма «океанична», ибо приспособлена к высокой относительной влажности воздуха (более 55–60%) в весенне-летний период (Цымек и др., 1969). Кедрово-широколиственные леса, представленные в первую очередь кедром корейским и дубом монгольским, весьма разнообразны по своей и фитоценотической структуре в зависимости от типа местоположения, а также лито- и гидроэдафических условий, что позволило выделить целую серию «геоморфологических типов» этой древней, исторически сложившейся субнеморальной формации юга Дальнего Востока (Колесников, 1956). Наиболее ксерофитные кедрово-дубовые сообщества не имеют конкурентов на каменистых солнцепечных склонах гор; при этом дуб монгольский безболезненно переносит морозы до -60° (Цымек и др., 1969). Наконец, известна своеобразная биологическая особенность кедрового стланика – «полегать» и уходить под снег после первых морозов, что обеспечивает ему защиту от низких температур и зимних ветров (Колесников, 1969 а).

1.2. Биоклиматическая структура мегаэкотона. Непосредственная близость зимнего Азиатского барического максимума, с полюсом холода Северного полушария, и преобладание у северо-восточного побережья Евразии холодных морских течений (Курило-Камчатского, Приморского) обуславливают два крупных физико-географических феномена, определяющих региональную биоклиматическую структуру мегаэкотона. Во-первых, ввиду низких теплоэнергетических ресурсов происходит общее значительное смещение природных зон на юг, с их одновременным меридиональным растяжением. На Северных и Средних Курилах, а также на большей северной части материковых пространств вплоть до Нижнего Приамурья распространены северотаежные каменноберезовые и лиственничные, леса и редколесья, часто заболоченные, с весьма низкой продуктивностью [см. рис. 1.1 и

табл.1.1, группа формаций (ГФ) 1]. Равнинные среднетаежные же леса (ГФ 4–6) на Кунашире, Сахалине и по япономорскому побережью материка спускаются до 52–50-й параллелей. Для сравнения отметим, что на Русской равнине на этих же широтах преобладают смешанные леса и лесостепь. Лесные типы равнинных ландшафтов господствуют по всей южной части Дальнего Востока – именно на тех широтах, которые внутри материка, например, в Западной Сибири, соответствуют зонам степей и пустынь (Букс, 1977).

Господство светлохвойнолесных и болотно-редколесных ландшафтов, постепенно сменяющихся на севере мохово-кустарничковыми тундрами, а на юге переходящих в ландшафты с полидоминантными темнохвойно-широколиственными лесами, имеющими значительную примесь субтропической флоры, – характерная черта муссонно-континентального спектра, или типа, широтной зональности, которая прослеживается как на равнинах, так и по горным хребтам. Высотная поясность в Южном Сихотэ-Алине, на южной оконечности Западно-Сахалинских гор и на острове Кунашир повторяет как бы в миниатюре эту закономерность, а по мере движения на север спектр высотной поясности последовательно «обрезается» снизу вследствие общего снижения верхних границ поясов. При этом на островах выклинивание высотных поясов происходит гораздо быстрее, нежели на окраине самого материка. Например, заросли кедрового стланика на крайнем юге спускаются с высоты подгольцового пояса (1200–1500 м абс.) до уровня моря в полосе Курильской островной дуги у широты 47°, а на Охотском побережье – в районе 58–59° с. ш.

Во-вторых, с холодным и влажным «дыханием» океана и его окраинных морей летом и с резким выхолаживанием континента зимой связано частое явление широтной и высотно-поясной инверсии ландшафтов, когда, например, на побережьях и в межгорных понижениях в таежной зоне развиваются субарктические растительные группировки. На Чукотке же в тундровой зоне крупные речные долины оказывают, наоборот, тепляющее воздействие на почвы и растительность и поэтому заняты пойменными лесами и кустарниками, которые резко контрастируют с окружающими мохово-кустарничковыми тундрами.

Как правило, ландшафты более южного облика продвигаются максимально на север по склонам, обращенным в сторону материка. Противоположные же склоны гор выходят к прибрежным холодным течениям, поэтому орографические барьеры создают наиболее благоприятные условия для биоты именно на «континентальных», а не на «океанических» склонах хребтов и у их подножий (см. рис. 1.1 и табл. 1.1, ГФ 9 и 11). Здесь наиболее разнообразен набор высотных поясов, выше поднимается верхняя граница леса, интенсивнее идут процессы почвообразования при ослаблении мерзлотных факторов, существенно богаче видовой состав флоры и фауны.

Таким образом, географические понятия океаничности и континентальности достаточно сложны и неоднозначны, если их применять для оценки уровня структурного развития и функционирования ландшафтов. Крайнее проявление океаничности, когда преобладают ветреные и облачные погоды, холодные туманы и морозящие дожди, физиологически не благоприятствует произрастанию древесной прямостоячей растительности. Недостаток тепла в вегетационный период – главный фактор безлесия океанических островов в boreальном и субарктическом поясах неопацифики (Крестов, 2004).

Активное проявление современного (в геологическом смысле) вулканизма, с катастрофическим нарушением растительного покрова и с периодическим обновлением почвообразующего субстрата, на фоне экстремальной океаничности выступает в роли своеобразного фильтра, отсеивающего виды, которые формируют климаксовые сообщества. В результате остаются мало специализированные виды и сообщества, адаптированные к широкому спектру экологических условий, поэтому голарктическая флора островодужных территорий отличается исключительной бедностью, с низким уровнем эндемизма, и это свидетельствует о ее молодости (Васильев, 1957; Hulten, 1960). При холодном океаническом климате длительность первичных сукцессий в вулканической пустыне составляет около 1500–2000 лет (Гришин и др., 1997). Взаимодействие современного вулканизма, активных тектонических процессов и океаничности климата приводит к определенному сглаживанию пространственной дифференциации природных комплексов островной и полуостровной неопацифики (Жучков и др., 1973).

Отрицательная биогенная роль экстремальной океаничности проявляется и в окраинно-материковом секторе мегаэктона. Так, в узкой прибрежной полосе у подножья восточных склонов Южного Сихотэ-Алиня (на широте 44°) суммы радиационного баланса за вегетационный период снижаются до величин, характерных для более высоких широт. Даже на южных склонах они сравнимы с суммами баланса на $\varphi = 58^{\circ}$, а на северных склонах их аналоги уходят за широту $> 70^{\circ}$ (Выгодская, 1981). Соответственно в прибрежной полосе отчетливо выражена нижняя естественная граница леса (кустарниково-разнотравных дубняков, см. ниже), подобная границе леса с тундрой на его верхнем пределе в горах и северной границе – на равнинах (Максимова, 1982). На своей нижней границе древесные сообщества сменяются кустарниковыми, а затем травяными (см. рис. 1.1, смена ГФ 4 → 7, 9 → 7, 11 → 7). Кустарниково-травяные формации, как известно, широко распространены на океанических островах, в том числе Курильских и Командорских. Экстремальная океаничность существенно упрощает вертикальную компонентную структуру ландшафтов и снижает их биопродуктивность. Растения произрастают в сфере, изобилующей грибными болезнями, поэтому происходит жесткий отбор наиболее стойких организмов (Петухов, 1980), что обеспечивает высокую устойчивость кустарниково-травяных формаций в целом. Отголоски океаничности на Среднеамурских равнинах прослеживаются вплоть до западных границ распространения сфагновых листовенничных марей (Колесников, 1969 б).

Субокеанический климат в этом отношении гораздо более благоприятен. Он сочетает в себе, с одной стороны, умеренно холодные зимы с высокой снежностью и ослабленными ветрами, что способствует сохранению вегетативных органов растений от вымерзания и иссушения, а с другой, – летние облачные погоды с достаточными суммами биологически активных температур (до $1800\text{--}2000^{\circ}$) и умеренным диапазоном коэффициента увлажнения (0,7–1,5). Эти климатические условия поддерживают устойчивый процесс фотосинтеза в течение всего вегетационного периода. Более интенсивно идут также процессы разложения органического вещества, гумификации, внутрпочвенного выветривания и ферриаллитизации почвенного профиля (Геннадиев, 1980). Субокеанический климат соответствует, таким образом, некоторой *зоне оптимума экзогенного материково-океанического взаимодействия*. Эта зона хорошо прослеживается по «континентальным» склонам наиболее крупных хребтов материковой окраины: Сихотэ-Алиня и его продолжения по левобережью Амура (см. рис. 1 и таблицу, ГФ 11 и 12), хребта Джугджур,

близлежащих к охотскому побережью хребтов Колымского нагорья, наконец, Восточного хребта на Камчатке. В направлении с юга на север значение барьерного эффекта в целом снижается, что отвечает «размыванию» и самих муссонных черт климата в высоких широтах.

Аналогичная зона оптимума выражена также на обращенных к материку склонах вулканических гор островной суши, расположенной в собственно океаническом долготном секторе геозкотона. Здесь в дополнение к орографическому фактору присоединяется влияние теплых и холодных морских течений (Куренцова, 1973; Марков, 1980), а также сезонная ритмика муссоновой циркуляции воздушных масс (Ганзей, 2010). Одна из ветвей теплого течения Куро-Сию достигает западных побережий Южно-Курильских островов, в то время как восточные берега омываются холодным Курило-Камчатским течением. Одновременно западные и северо-западные склоны хребтов подвержены воздействию зимнего континентального муссона, между тем как склоны южной, юго-западной и юго-восточной ориентации обращены в сторону влагонесущих воздушных масс летнего океанического муссона и приобретают поэтому более ярко выраженные океанические черты климата.

В соответствии с этим формируется характерная для всей Курильской гряды западно-восточная асимметрия высотных поясов (Баркалов, Еременко, 2003; Ганзей, 2010). По нашим наблюдениям, на острове Кунашир темнохвойно-широколиственные леса, с примесью субтропических реликтов (тиса, диморфанта, магнолии, бархата амурского, лиан), распространены главным образом по западному (охотоморскому) побережью и в предгорьях вулкана Менделеева, между тем как тихоокеанское побережье и подножья восточных склонов этого массива заняты почти исключительно пихто-ельниками с кедровым стлаником в подлеске и с гораздо меньшим присутствием реликтов. По данным (Грабков, Худяков, 1993), на охотоморском склоне вулканов острова Симушир Курильской гряды наблюдается четыре ландшафтных пояса (луговой, каменноберезовый лесной, ольхово-кедровостланиковый и горно-тундровый), а на восточном (тихоокеанском) – только два (кедровостланиково-ольховый и фрагментарный горно-тундровый среди первичных вулканических пустынь). Верхний пояс на восточном склоне спускается на 200 м ниже, чем на западном, где и жизненные формы растений развиты лучше. Северная граница распространения дубово-ольховых лесов на о. Итуруп почти совпадает с окончанием ответвления теплого течения Соя (Ганзей, 2010).

С субокеаническими чертами климата связано широкое распространение в горах северного Приохотья, Камчатки и Корякского нагорья ландшафтов стелящихся лесов из кедрового стланика, а в Амуро-Уссурийском крае, на Южном Сахалине и Южных Курилах – темнохвойно-широколиственных лесов с элементами субтропической флоры. Находясь в условиях адвективного типа климата, которому свойственно снижение в вегетационный период и в целом за год вертикального температурного градиента (Алисов, Полтораус, 1974), острова гомарктической неопацифики имеют «размытый» характер высотной поясности (Иванов, 2005), который способствует взаимопроникновению представителей лесных и субальпийских флор по элементам микрорельефа и их смешению в растительных сообществах разных поясов.

1.3. К созданию теории эволюционного ландшафтоведения. Изучение современных ландшафтных связей на разновозрастных морфоструктурах и морфоскульптурах – путь к познанию филогенетических закономерностей длительной геологической траектории формирования ландшафтов суши. Эта траектория начи-

нается стадиями геосинклинальных островных дуг (яркий тому пример – Курило-Камчатская островная дуга), с вулканогенным рельефом и формированием первичных субаэральных ландшафтов на вулканических породах. Затем следуют стадии развития эпигеосинклинальных орогенов (Худяков, 1977). Примерами могут служить хребты Сахалина, Сихотэ-Алинь и его продолжение по левобережью Амура, которым свойственны молодые эрозионно-денудационные и аккумулятивные окраинно-материковые морфо- и биогеосистемы.

Таков первый этап формирования континентальных ландшафтов *эволюционного ряда, или прогрессивного развития*. На этом этапе следует ожидать общее повышение уровня организации биогеосистем: усложнение и упорядочивание их структуры, рост пространственной дифференциации ландшафтных связей, повышение системоорганизующей роли почвенно-биотических компонентов (Коломыц, 1987, 1988). В результате повышается эффективность использования биогеоценозами ресурсов среды (Грин и др., 1980), что и предопределяет эволюцию самой биосферы (Шварц, 1973). В дальнейшем идет гораздо более длительная смена стадий возникновения и переформирования останцово-денудационных «дряхлах» форм рельефа, когда территория переходит в состояние внутриконтинентальных древних платформ (Сибирской, Восточно-Европейской).

Наряду с этим на материковой окраине прослеживаются и обратные процессы ландшафтно-геоморфологической дезинтеграции. Они проявляются в замене сводовых пластических деформаций разломами и дифференцированными блоковыми движениями, в дроблении отдельных окраинных участков материка и их опусканием под уровень моря (Худяков, 1977), с образованием *материковых островов регрессивного ряда* (острова залива Петра Великого, Шантарские, Ямские). Аналогичный эффект «затухающей» эволюции ландшафтов дает задержка суши в островодужной стадии, с формированием осадочных пород. Таковы острова Малой Курильской гряды (Лучицкий, 1974). Траектория регрессивных природных комплексов отличается обеднением компонентного состава и упрощением ландшафтно-экологических связей, возрастанием роли абиотических факторов. В этом случае мы можем получить природный аналог антропогенных изменений материковых геосистем – процесс распада ландшафтных связей не одинаков по характерному времени, но аналогичен по существу.

Современные ландшафты Тихоокеанского мегаэктона Евразии сформировались на весьма широком возрастном спектре морфотектонических структур (Худяков, 1977), в котором выделяются три геолого-геоморфологических рубежа тихоокеанского влияния (Сочава, 2005). В направлении от океанических островов и полуостровов к прибрежным районам материка и далее к его внутриконтинентальным территориям ландшафтные связи суши формируются на все более древней литогенной основе, в условиях ослабления новейших тектонических движений и последовательного погребения главного источника минерального питания фитобиоты: коренных кристаллических пород, – под возрастающим чехлом гораздо более истощенных в этом отношении рыхлых отложений, прошедших многочисленные циклы сиаллитизации (оглинения), денудационного сноса и аккумуляции.

С другой стороны, в том же восточно-западном направлении усиливается роль радиационных климатообразующих факторов и снижается влияние факторов циркуляционных (адвективных). Поэтому в целом возрастает континентальность климата. Как следствие интерференции обеих групп факторов в направлении от окраин вглубь материка ослабевает (в рамках определенных зональных условий) общая

интенсивность биогеохимических круговоротов веществ в системе почва-растение, замедляются процессы выветривания и почвообразования, наконец, снижается биологическая продуктивность ландшафтов. Все это происходит на фоне ослабления прямой ландшафтообразующей роли морфотектонических факторов и возрастающего значения экзогенных геоморфологических процессов. В облике ландшафтов все меньше сохраняется следов эндогенных сил (тектонических уступов, вулканических конусов, лавовых покровов и др.) и все больше преобладают остаточнo-денудационные и аккумулятивные формы рельефа.

Через описанную последовательность смены ландшафтных обстановок так или иначе прошли в геологическом прошлом все внутриматериковые территории Евразии. Континентально-океаническими шовными зонами в прошлом были Альпийско-Кавказско-Гималайский горный пояс, а также еще более древние складчатые герциниды Урала и Казахстана (Герасимов, 1986). Новейшая орогенно-геосинклинальная область Тихоокеанского мегаэктона характеризуют по существу начальные этапы развития очередной континентальной части географической оболочки Земли в процессе возрастного наращивания площади данного материка. По существу речь идет о *первичном автохтонном ландшафтогенезе на суше*. Последний должен стать предметом *эволюционного ландшафтоведения* – новой области комплексной физической географии, одно из ветвей которого – островное ландшафтоведение (Дьяконов, Пузаченко, 2005; Иванов, 2009; Ганзей, 2010) уже получило определенное развитие. Первичный ландшафтогенез имеет непосредственное отношение к фундаментальным проблемам становления и развития континентальной биосферы, к познанию начальных механизмов поверхностного физико-географического процесса, в понимании А.А. Григорьева (1966), который создавал в прошлом и постоянно формирует в настоящем ландшафтный облик материков.

При сравнительном анализе современные ландшафтов Дальнего Востока: островодужных вулканических, материково-островных и окраинно-материковых, – можно будет выявить закономерности становления и развития ландшафтных связей на суше, а также их деградации и исчезновения. Несомненно, эволюционную направленность субширотного изменения ландшафтных связей на Тихоокеанском геозектоне имел в виду В.Б. Сочава (1980), выделяя три секториальных геопространства: неопацифику, субпацифику и палеопацифику. Это можно проиллюстрировать следующим примером. В прибрежной подтаежной полосе Среднего Сихотэ-Алиня (ГФ 12, см. рис. 1.1 и табл. 1.1) в направлении от берега Японского моря к низкогорьям прослеживается определенный топологический ряд ассоциаций, с инкубационной серией коренных жизненных форм дуба монгольского (Максимова, 1982): разнотравно-злаковые луг → леспедече-лещиновая злаково-разнотравная ассоциация → разнотравно-лещиновый низкорослый (до 1 м) кустистый дубняк → разнотравно-кустарниковый кривоствольный дубняк (высота 3–6 м) с ветровой формой крон → прямоствольный дубовый лес (высота до 15–17 м).

Считая первую и вторую ассоциации океаническими (представителями неопацифики) а третью и четвертую – соответственно субокеанической и континентальной (представителями субпацифики и палеопацифики), получаем локальную модель эволюции данного зонального типа растительного покрова на мегаэктоне в направлении от наиболее молодых формаций к более древним.

Таким образом, Тихоокеанский мегаэктон Евразии – весьма благоприятный объект для разработки проблем *эволюционного ландшафтоведения*. Это фактически новое направление комплексной физической географии должно быть на-

правлено на изучение «опорных механизмов» формирования, развития и распада ландшафтных связей на суше, на поиск движущих сил и определение темпов эволюционного процесса (как восходящего, так и нисходящего), на выявление таксономических и возрастных соотношений структуры и функционирования гео(эко-)систем, их онтогении и филогенетических смен. Решение этих задач будет способствовать разработке научно-методических основ управления природными процессами и создания новых экологических равновесий в природе.

Выдвигаемые нами исходные рабочие положения будущей концепции эволюционного ландшафтоведения предусматривают изучение структуры и функционирования островных геосистем в их пространственно-генетическом разнообразии и как составляющих звеньев переходной зоны от материка к океану. При этом исследование пространственно-временной организации островных ландшафтов (как эволюционного развития, так и регрессивного ряда), наряду с оценкой природно-ресурсного потенциала островов и рекомендациями по сохранению их экологического равновесия, должно быть направлено на создание в конечном итоге комплексных и отраслевых физико-географических моделей, имитирующих структурно-функциональные изменения континентальных ландшафтов.

В частности, прибрежно-материковые острова регрессивного ряда, с их общей нисходящей траекторией системы ландшафтных связей, могут служить натурной моделью того, что ожидает многие внутриконтинентальные районы Дальнего Востока в обозримом будущем при планируемой интенсификации освоения их природных ресурсов и расширении зон техногенеза. Эти острова, находясь на различной стадии антропогенной трансформации и обладая при этом территориальной замкнутостью, представляют собой благоприятный объект для разработки научно-методических вопросов устойчивости природных ландшафтов к внешнему воздействию.

Изучение же островных и окраинно-материковых гео(эко-)систем с эволюционным ландшафтогенезом (Курил, Камчатки и др.) будет направлено на познание закономерностей становления и развития ландшафтных связей на суше в процессе ее последовательного перехода от островного режима к материковому. Здесь природа может демонстрировать нам пути и этапы формирования ландшафтных систем различного уровня развития, что будет иметь прямое отношение к проблеме искусственного создания новых экологических равновесий в природе. Как известно (Воронов, 1972; Игнатьев, 1979), на океанических островах процесс видообразования и сукцессионных смен фитоценозов протекает быстрее, чем на континентах.

При ландшафтно-экологическом анализе Тихоокеанского мегаэктона целесообразно использовать для сравнения материалы по внутриматериковой Восточно-Европейской системе переходных зон – например, по биоклиматическому борельному экотону Волжского бассейна (Коломыц, 2005), находящемуся в условиях тектонической стабильности и «дряхлого» останцово-эрозионно-аккумулятивного рельефа. Оба мегаэктона входят в глобальную Евразийскую экотонную систему «океан–материк» (Мильков, 1981; Панфилов, 2005), с пространственной упорядоченностью разновозрастных геотектур (Мещеряков, 1981) и современных макроклиматических полей, а также с соответствующей сменой зонально-региональных и локальных спектров растительности и почв. Такой переход от молодых островных геосистем эволюционного ряда к окраинно-материковым природным комплексам эпигеосинклинальных орогенов и затем к внутриконтинентальным ландшафтам, прошедшим уже достаточно длительную историю субэкрального развития,

отображает основные геологические этапы формирования природно-территориальной структуры материков (Коломыц, 1987; Соловьева, Розенберг, 2006). Каждое из этих образований представляет собой иерархию векторных, сопряженных вещественно-энергетическими потоками, парадинамических рядов природных комплексов разного масштаба, с обостренными межкомплексными (горизонтальными) связями, что и должно определять их высокую чувствительность к внешним воздействиям.

Начальные этапы субаэрального ландшафтогенеза отличаются весьма своеобразной и неповторимой далее структурой растительного покрова. Феноменом островных экосистем являются, как известно (Воробьев, 1963; Степанова, 1981 б), высокотравные и крупнотравные сообщества с элементами гигантизма и с упрощенным флористическим составом, благодаря сильной эдификаторной роли крупнотравных видов-доминантов. Таковы, например, высокотравные лабазниковые ценозы на Камчатке и заросли курильского бамбука на Сахалине и Южных Курилах. Эти прибрежные и островные территории относятся к числу наиболее многоснежных районов умеренного пояса Евразии – с предвесенними снегозапасами более 1000 мм (Котляков, 2004). За сезон вегетации в сообществах лабазника, например, талая снеговая вода, наиболее благоприятная для повышения продуктивности, составляет не менее 75% всей транспирирующей влаги (Белая, 1978) – важнейшего фактора производительности фитобиоты (Сочава, 1978). Травяные формации, в отличие от лесных, обладают более высокой утилизацией солнечной энергии и эффективностью использования влаги (Грин и др., 1980). Они аккумулируют также гораздо большее количество азота и зольных веществ на единицу продукции (Базилевич, 1981). Все это делает островные ландшафты с травяными фитоценозами энергетически более экономными и способствует их широкому распространению на начальных этапах субаэрального ландшафтогенеза.

Важнейшим показателем состояния гео(эко-)системы является, как известно, ее первичная биопродуктивность. Прибрежные и островные ландшафты Тихоокеанского мегаэктона отличаются от своих внутриматериковых зональных аналогов повышенными запасами фитомассы и более высокой продуктивностью. Для бореальных лесов в первом случае эти показатели составляют 500–800 т/га и 10–18 т/га·год, а во втором – не более 300–350 т/га и 5–9 т/га·год (Базилевич, 1981; Коломыц, 2005). При этом на островах резко повышается доля зеленой фотосинтезирующей массы по сравнению с массой надземной скелетной части растений и массой корней. Характерно также гораздо большее, нежели на континенте, участие нижних, особенно припочвенных, биогеогоризонтов в продуцировании органического вещества. Особенно значительна продуктивность неопацифического крупнотравья. Так, общие запасы фитомассы сообществ горца сахалинского превышают 68 т/га (что соответствует продуктивности пойменных лугов Южного Казахстана), а лабазника камчатского и вейника Лангсдорфа колеблются в пределах 26–36 т/га. В наиболее благоприятных местообитаниях доля надземной фитомассы достигает 50%, а зеленые ассимилирующие органы способны накапливать до 9 т/га абсолютно сухого вещества, что свидетельствует о мощном фотосинтезирующем аппарате таких ценозов (Степанова, 1981а). Соответственно повышенной интенсивностью отличается и биологический круговорот в целом (VIII баллов по десятибалльной шкале).

2. ФЛОРА, РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И МИКРОЛАНШАФТЫ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ПОЛИГОНА

2.1. Географическое положение полигона. Дальневосточная ветвь бореального биоклиматического экотона Евразии (по: Базилевич и др., 1986; Коломыц, 1995) охватывает окраинно-материковые горно-долинные системы Нижнего Приамурья, находящиеся в специфических муссонно-континентальных климатических условиях (Гарцман, 1971). Структурное «ядро» этой части экотона представлено подтаежной зоной (Сочава, 1979). Здесь на территории Государственного природного заповедника «Комсомольский» в 2011, 2012 и 2014 гг. сотрудниками заповедника во главе с П.С. Петренко была проведена субрегиональная ландшафтно-экологическая съемка (рис. 2.1) по разработанной нами методике (Коломыц, 2008). Проведенный по этим материалам эмпирико-статистический анализ, с применением методов информационного и теоретико-множественного моделирования ландшафтных связей, был направлен на установление механизмов моно- и полисистемной организации природных экосистем топологической размерности.

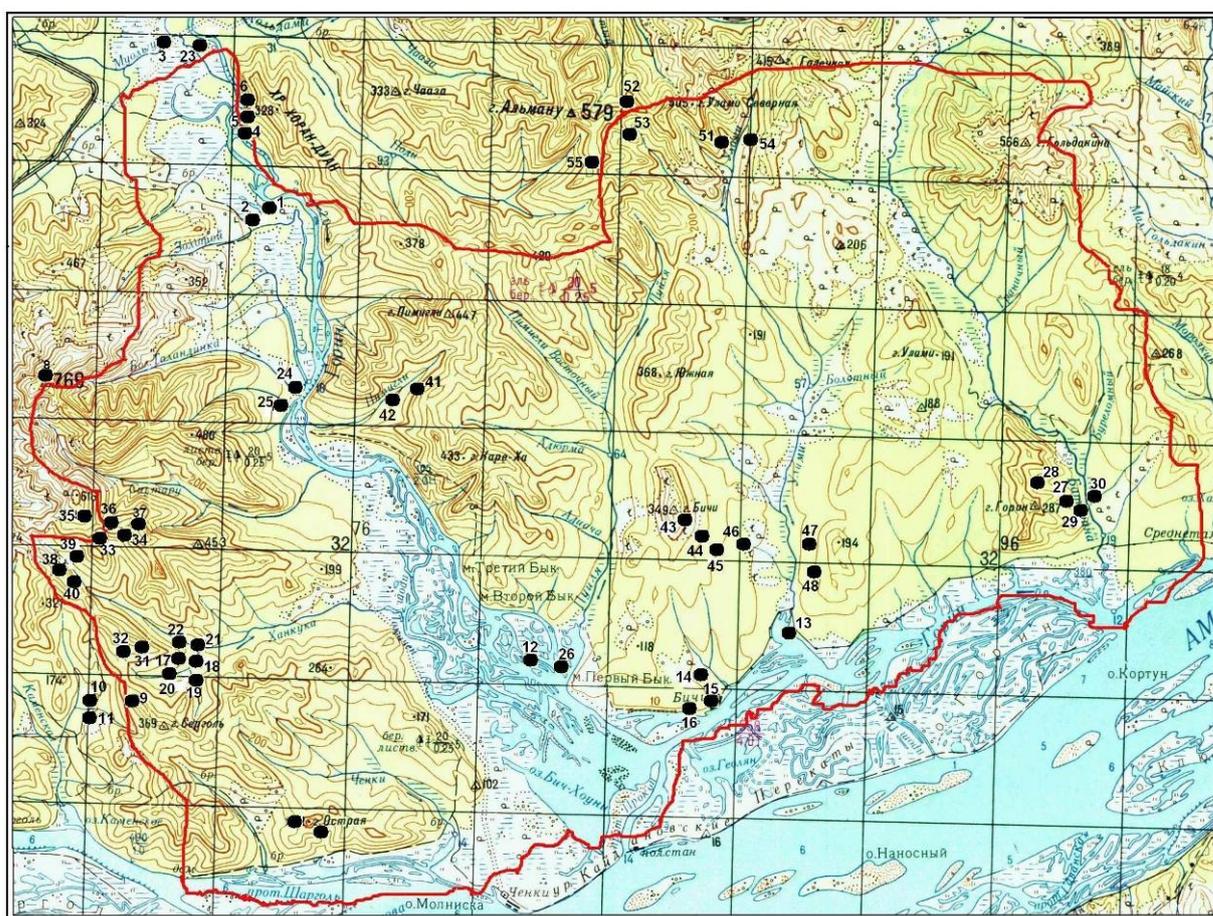


Рис. 2.1. Территория Комсомольского государственного природного заповедника с пробными площадями (географическими точками), масштаб 1 : 100 000

Территория Нижнего Приамурья входит в мезозойскую морфотектуру и природную страну «Система гор и межгорных долин среднего и нижнего Амура» (Никольская и др., 1969). В.Б. Сочава (2005) включает эту территорию в более обширную Амуро-Сахалинскую физико-географическую область. Ей свойственны два долготно-секторных ряда широтной зональности: восточный, отражающий наиболее полно влияние тихоокеанского муссона, и западный, имеющий более резко выраженные континентальные черты. Преимущественно горный характер рельефа

этой территории предопределил достаточно высокую пестроту местообитаний, их определенную изоляцию и нередко относительную древность возраста, ускоренную эволюцию бионтов (Криштофович, 1949; Панфилов, 2005) и их соответствующую видовую насыщенность. Как писал в 1931 году известный биогеограф Д.Н. Кашкаров, «горы – кузница, где выковывались средою, развивались новые виды» (цит. по: Мильков, 1981, с. 159).

Модельная территория Комсомольского заповедника характеризует только низкогорно-равнинную часть Приамурского бореального экотона (с абс. высотами ниже 1000 м). Заповедник расположен на зональной границе бореальных и суббореальных ландшафтов Юга Дальнего Востока, в Амурско-Приморской физико-географической стране, Нижнеамурской области и одноименной с ней провинции (Никонов, 1975). Территория заповедника охватывает один из сохранившихся в Нижнем Приамурье крупных массивов темнохвойных и хвойно-широколиственных лесов. Под лесными сообществами распространены почвы буроземного типа: в южнотаежных и подтаежных лесах буро-таежные (в том числе иллювиально-гумусовые), а в субнеморальных – бурые почвы (в том числе бурые горно-лесные).

2.2. Флористические фратрии. Находясь под эффективным океаническим воздействием в условиях высокого круглогодичного либо сезонного (летнего) атмосферного увлажнения, фитобиота островной и окраинно-материковой суши почти на всем меридиональном протяжении Тихоокеанского мегаэктон представлена лесной растительностью преимущественно мезофитного облика. Лесной покров оставался здесь устойчивым, при легких и кратковременных колебаниях (флористических приливах и отливах), по крайней мере с конца мелового периода, т.е. на протяжении последних 50–60 млн. лет (Криштофович, 1946).

В свое время В.Л. Комаров (1897) выделил для юга Дальнего Востока четыре ботанико-географические области: маньчжурскую, восточносибирскую, даурско-монгольскую и охотскую, с соответствующим видовым составом растений. Следуя Комарову, ботаники-флористы выделили на территории Приморья и Приамурья три основных типа лесных флор (Сочава, 1946, 1958; Колесников, 1969 б): маньчжурскую, охотскую (охотско-камчатскую) и ангаридскую (восточносибирскую), каждая из которых формирует свой «зональный комплекс лесных формаций» (Колесников, 1956, с. 140), включающий как коренные, так и производные от них лесные сообщества данного флорогенетического типа. Эта наивысшая региональная типологическая единица (фитоценомера) объединяет классы растительных формаций и именуется *фратрией*, которая по рангу соответствует двум фитоценохам – областям с широтной зональностью и высотной поясностью (Сочава, 1979). Лесные фратрии Юга Дальнего востока интегрируются из двух нижестоящих классификационных единиц: 1) геоморфологического комплекса типов леса (например, кедровники «горные» и «долинные» и 2) климатического комплекса типов лесов (кедровники «типичные», «северные», «южные – грабовые»). Последние же слагаются их групп типов леса (Колесников, 1956).

Наиболее яркими представителями субпацифического лесного покрова в Приамурье и Приморье (как в горах, так и на равнинах) являются лесные формации *маньчжурской фратрии*, а среди них – весьма разнообразная группа формаций *кедрово-широколиственных лесов* (рис. 2.2), исторически сложившаяся в течение многих тысячелетий и имеющая в целом эколого-физиологические характеристики от субокеанических до субконтинентальных (Сочава, 1946; Колесников, 1956, 1969 б; Цымек и др., 1969; Ахметьева, 1977). В дальнейшем, следуя Б.П. Колесни-

кову, для краткости будем называть данную группу лесных формаций кедровниками. Присущие этим формациям биогеографические черты обычно называют маньчжурскими, и они в той или иной степени отражают тихоокеанское влияние на лесной покров региона (Сочава, 1946, 1980). Предлагалось также называть данную фратрию *приамурской* – в соответствии с ее действительным распространением (Куренцова, 1973), однако это название так и не прижилось.



Рис. 2.2. Широколиственно-кедровый лес, разнотравный
Фото П.С. Петренко

Выработанное в течение длительного времени сообитание хвойных и лиственных пород создало характерную плюридоминантность древесного яруса маньчжурского смешанного леса, причем В.Л. Комаров полагал хвойные породы первоначальной основой этого класса лесных формаций (цит. по: Сочава, 1946). В связи с недавностью экспансии кедра корейского данный комплекс считается относительно молодым, хотя его неморальные элементы имеют весьма древний возраст и восходят корнями в третичную праманьчжурско-северояпонскую фратрию (Сочава, 1946). Последняя волна формирования современных маньчжурских лесов на Юге Дальнего Востока пришлась, по-видимому, на голоценовый климатический оптимум – 7,5–4,9 тыс.л.н. (Короткий и др., 1999).

Широколиственные леса маньчжурской фратрии – наиболее прямое наследие тургайской флоры (Криштофович, 1958). Их флорогенетическую основу составляют термофильные реликты смешанных послетретичных (с олигоцена–миоцена) лесов тургайского типа (Сочава, 1946; Васильев, 1958): орех маньчжурский (*Juglans manshurica*), липа амурская, Таке и маньчжурская (*Tilia amurensis* Rupr., *T. taquetii* C., Sneid, *T. mubshurica* Rupr.), бархат амурской (*Phellodendron amurense* Rupr.), дуб монгольский (*Quercus mongolica* Fisch.), ясень маньчжурский (*Fraxinus mandshurica* Rupr.), ильм белокорый и горный (*Ulmus propinqua* Koidz., *U. laciniata* Maug.), клены, аралия маньчжурская (*Aralia mandshurica* Rupr. et Maxim), лимонник

китайский (*Schizandra chinensis* (Turcz.) Baill.), элеутерококк колючий (*Eleutherococcus senticosus* Max.), амурский виноград (*Vitis amurensis* Rupr). Из хвойных – это кедр корейский (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) в бассейне Амура и пихта цельнолистная (*Abies holophylla* Max.) на юге Приморья. На Сахалине и Курильских островах кедр исчезает и получают развитие аянские елово-широколиственные леса, представленные елью аянской (*Picea ajanensis* Fisch.) и пихтой сахалинской и Майра (*Abies sachalinensis* Mast., *A. mayriana* Miyabe et Kudo). Все перечисленные виды можно считать наидревнейшим «ядром» современных смешанных лесов Юга Дальнего Востока (Куренцова, 1973).

Маньчжурскую флористическую фратрию целесообразно разделить на два основных типа с условными названиями «мезофильный» (Мм) и «ксерофильный» (Мк), согласно (Колесников, 1969). Для простоты будем называть каждый тип отдельной фратрией. Мезофильные кедрово-широколиственные и широколиственные леса отличаются господством перечисленных выше реликтовых видов и сравнительно небольшим присутствием кедра корейского (по нашим данным не более 30–50% от общего древостоя) и более значительным – дуба монгольского (максимум до 40–60%). Леса произрастают преимущественно на пологих склонах гор и в долинах рек с богатой питательными веществами и постоянно влажной, но не заболоченной почвой, т.е. в условиях проточного увлажнения (Крестов, 1993). Они отличаются наибольшим разнообразием древостоя и мощным развитием подлеска и напочвенного покрова, что нередко скрашивает вертикальную структурную дифференциацию лесных сообществ. Этим лесам свойственна также наибольшая для Дальнего Востока продуктивность – более 10 т/га год (Сочава, 1977). Сообщества с ильмом, ясенем, тополем знаменуют собой дальнейшую бореализацию лесного покрова региона и в этом отношении являются наиболее молодыми (Васильев, 1958).

Западная граница распространения данного типа маньчжурской фратрии проходит по Малому Хингану и примерно совпадает с пределом наиболее ярко выраженного воздействия летнего океанического муссона (Сочава, 2005). В направлении с юга на север маньчжурская флора постепенно выпадает – начиная 50° с.ш. (южнее линии Комсомольск-на-Амуре – Благовещенск), т.е. в северной части Средне-Амурской равнины и по северной границе Среднего Сихотэ-Алиня.

Ксерофильный тип маньчжурской фратрии отличается от мезофильного типа более высоким обилием кедра (до 65% общего древостоя), а также дуба монгольского (его доля достигает 60–85%). Последний является «континентально-ксерофитным» видом, характерными местообитаниями которого служат преимущественно каменистые горные склоны ЮВ–Ю–ЮЗ экспозиции с маломощными почвами. Дуб монгольский – один из самых засухо- и морозоустойчивых широколиственных пород, переносящий морозы до – 60° (Цымек и др., 1969). Его эколого-физиологическая группа начала оформляться не позднее плиоцена в связи с ксерофитизацией климата при усилении азиатского антициклона (Васильев, 1958) и становилась доминантом в кедрово-широколиственных лесах в сухие эпохи плейстоцена и голоцена (Нейштадт, 1957). В настоящее время дубравы нередко являются послепожарными дериватами на месте смешанных и даже темнохвойных лесов (Куренцова, 1973). Западный рубеж распространения смешанных лесов с участием дуба проходит по верховьям Амура и далее следует вдоль Большого Хингана (Сочава, 2005), который служит западной же границей Тихоокеанской муссонной климатической области (Алисов, 1956). Таким образом, ксерофильный тип маньчжур-

ской флоры в региональном плане характеризует западный наиболее континентальный сектор субпацифики в бассейне Амура.

В Нижнем Приамурье дуб монгольский принимает определенное участие (до 10%) в формировании лесных сообществ охотской флористической фратрии и еще большее (до 30–50%) – в лесах буферного маньчжурско-охотского комплекса (см. ниже).

Второй господствующей флорой, отражающей тихоокеанское влияние на бо-реальный лесной покров Юга Дальнего Востока, является таежная *охотская* (Ох), с господством ели аянской и пихты белокорой (*Abies nephrolepis* Maxim.), с участием березой каменной (*Betula ermani* Cham.) и с гораздо меньшим присутствием третичных эндемичных видов (рис. 2.4). Правда, связи филоценогенеза темнохвойных и маньчжурских смешанных лесов доказывают принадлежность аянских пихто-ельников скорее к маньчжурской фратрии, нежели к охотской, тем более что обе фратрии имеют общие корни в тургайских лесах (Васильев, 1944 б; Сочава, 1944 а).

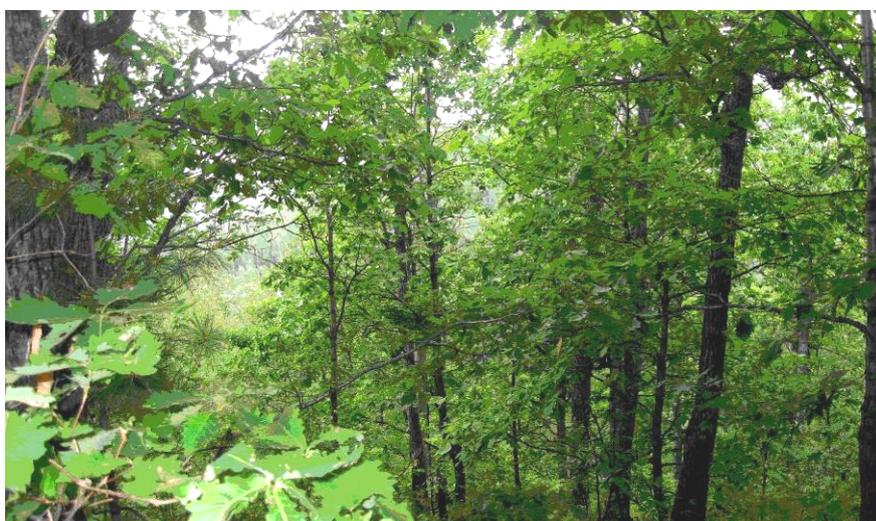


Рис. 2.3. Березовый дубняк, с таволгой, чиной и полынью
Фото П.С. Петренко



Рис. 2.4. Елово-пихтовый лес, с кедром, папоротниково-разнотравный
Фото П.С. Петренко

«Охотская» тайга рассматривается даже как обедненный дериват маньчжурского смешанного леса (Сочава, 1946). Однако сама тургайская флора не была од-

народной на столь огромной территории как Юг Дальнего Востока (Криштофович, 1946). В темнохвойных лесах Приамурья часто встречаются клен желтый (*Acer ukurunduense* Trautv. Et Mey.), актинидия коломикта (*Actinidia kolomicta* Maxim.), элеутерококк колючий и другие виды, относительно холодностойкие, но требовательные (подобно ели аянской) к повышенной влажности воздуха. Эти виды в геологическом прошлом были сопряжены не с ельниками, а с теплолюбивыми тургайскими листопадными лесами (Куренцова, 1973).



Рис. 2.5. Березово-лиственничный лес, с вальдштейном, вейником и дереном
Фото П.С. Петренко

В.Б. Сочава (2005) выделяет три концентрических рубежа а) сплошного, б) значительного (только по горам) и в) спорадического распространения аянских темнохвойных лесов, ядро которых находится на Нижнем Амуре, Сахалине и о. Хоккайдо. Представители охотской флоры примешиваются к кедрю или замещают его и создают смешанные леса в холодных межгорных долинах и на склонах гор выше 400–500 м. При этом выпадают многие теплолюбивые широколиственные породы, а в напочвенном покрове усиливается роль папоротников. По своему строению эти сообщества близки к аянским елово-широколиственным лесам неопацифики – Сахалина и Курильских островов (Колесников. 1969 б).

На значительных таежных территориях Приамурской субпацифики (на теневых горных склонах и долинных педиментах в условиях климатической инверсии)

распространены леса *ангаридской таежной фратрии* (Ан) – наследницы психрофитной континентальной флоры древнейшего массива суши Ангариды, находившейся на месте современной Восточной Сибири (Сочава, 1944 б; Юрцев, 1971). Ее типичными представителями являются *лиственничники* (рис. 2.5). Их предки входили в состав тургайских лесов, а современные виды возникли не ранее плейстоцена в связи с похолоданием и изоляцией мест произрастания (Куренцова, 1973). Выделяются три группы лиственничников (Васильев, 1958; Колесников, 1956): 1) в горах на скалистых выступах – рододендроновые, бруснично-багульниковые и травяные; 2) на холмах (по нашему определению, на плакорах, см. ниже) – папоротниково-лещинные, с участием кедра, ели и дуба; 3) на переувлажненных низменных равнинах и в речных долинах – осоково-вейниковые и сфагново-вересковые. Широко распространенные в Северном Приамурье лиственничные мари имеют послеледниковое происхождение (Колесников, 1956). Они распространены до Зейско-Буреинской равнины, которая по данному признаку считается западным форпостом тихоокеанского влияния (Сочава, 1980).

Наконец, отметим присутствие в подгольцовом поясе гор на подветренных северных склонах Сихотэ-Алиня и системы Буреинских хребтов представителей *берингийской флоры* в виде *кедрового и ольхового стлаников*, образующих своеобразные стелющиеся леса (Колесников, 1969 а). Появление группировок кедрового стланика (*Pinus pumila* Rgl.) и каменноберезовых криволесий среди массивов пихтово-еловых лесов в горах указывает на нижнюю границу высокогорной растительности.

Таким образом, леса Нижнеамурской субпацифики обладают значительным флористическим богатством – прежде всего по видовому составу древостоя и подлеска. Смешанная природа этих лесов составляет основу их структурных особенностей (Сочава, 1946). Естественная фитоценотическая мозаика лесного покрова данной материковой окраины оказалась весьма динамичной (не только в геологическом, но историческом масштабе времени), и это касается в первую очередь северных формаций кедрово-широколиственных лесов, распространенных именно в Нижнем Приамурье. Слагающие их лесообразующие породы (*Pinus korajensis*, *Quercus mongolica*, *Picea jenzonensis*) относятся к типу третичных реликтов с прогрессирующим распространением благодаря перестройке своих экологических свойств (Сочава, 1946). Для послеледникового времени и особенно для последних нескольких столетий исследователи отмечают здесь характерное оттеснение кедра и кедровых лесов в подтаежной зоне на юг и вниз по склонам гор таежными хвойными породами охотской флоры и образуемыми ими пихтово-еловыми лесами, с наличием вековых переходных этапов – от кедрачей с пихтой и елью до пихтоельников с кедром и без него (Ивашкевич, 1933; Васильев, 1939 и др.).

На территории Комсомольского заповедника представители охотской флоры: ель аянская (*Picea ajanensis* Fisch.), пихта белокорая (*Abies nephrolepis* Maxim.) и береза каменная (*Betula ermani* Cham.), – присутствуют почти во всех флорогенетических формациях (фратриях), даже в ангаридской. В лесах маньчжурских фратрий это участие сравнительно мало (не более 15–35% древостоя) и возрастает (до 60%) в самих пихтово-еловых лесах. Однако наибольшего относительного обилия (до 80–90%) ель и пихта достигают в лесах буферной маньчжурско-ангаридской формации. В то же время доля лиственницы (*Larix amurensis* Kolesn. Ex Dul.) как представителя собственно ангаридской флоры здесь не превышает 30–55%. Явное

доминирование темнохвойных древостоев указывает на субокеанические черты этой буферной формации на Приамурском бореальном экотоне.

Смена кедрово-широколиственных лесов пихтово-еловыми связывается с ростом увлажненности местообитаний, что, в свою очередь, объясняется как общими изменениями климата, так и (гораздо более убедительно) эндоэкогенетическими сукцессиями – местной трансформацией фитолимата и гидротермического режима почв в процессе многовековых спиралевидно-циклических стадийно-возрастных смен лесных сообществ, приводящих в конечном итоге к смене одного типа леса другим типом (Колесников, 1956). Поскольку отмирание кедра происходит в возрасте 200–240 лет, весь поэтапный процесс таких смен растягивается более чем на 1200–1400 лет.

В других случаях кедрово-широколиственные леса получают примесь лиственницы даурской (*Larix daurica* Turcz.) или Каяндера (*L. Cajanderi* Mayr), с березой плосколистной (*Betula platyphilla* Suk) и осиной – представителями мерзлотно-таежной сибирской флоры (рис. 2.5), что указывает на повышенную континентальность и суровость данных местообитаний, сближающихся уже с биоклиматическими условиями соседней палеопацифики (Верхнего Приамурья).

Таблица 2.1

Таксономические (средневзвешенные) нормы структурных характеристик лесов различных флористических фратрий

Параметры		Флористические фратрии					
		Мм	Мк	МО	Ох	МА	Ан
Средняя высота древостоя, м		18,6	16,9	22,9	20,5	13,6	11,7
Средний диаметр ствола, см		22	20	21	19	8	13
Средняя высота подроста, м		1,3	1,9	3,1	1,5	1,4	1,6
Средняя высота подлеска, м		1,8	0,9	1,3	0,9	0,8	1,0
Сомкнутость крон, %		59	51	44	54	85	31
Бонитет *)		III (V)	IV (II, III)	I, II	III (II, IV)	I, IV	V (I)
Мера флористического разнообразия, бит	древесного яруса	2,30	4,01	3,95	2,94	3,95	3,04
	яруса подлеска	2,24	1,97	2,12	2,04	1,87	0,82
	травяного покрова	3,29	1,71	2,29	1,97	1,40	0,75

*) Представлены области доминирования, а в скобках – анклавные на графиках бинарной ординации (см. главу 3).

Имеет место также процесс смешения охотской и ангаридской флор. Однако лиственничные сообщества, как правило, образуют ряд восстановительных стадий коренных для данных местообитаний пихто-ельников, и длительность этих стадий не превышает возраста одного поколения лиственницы (Васильев, 1946; Васильев и др., 1976). В нижнем поясе гор в отдельных местообитаниях не всегда происходит полная смена лиственницы елью. Возникают устойчивые переходные охотско-ангаридские ассоциации. Они занимают пологие участки склонов, примыкающие к поймам рек, хорошо или избыточно увлажненных. Согласно (Васильев и др., 1976) мы относим их условно к лиственничникам с участием ели в составе древостоя до 30%.

В свете изложенного очевидно, что процесс широкой миграции и региональной дифференциации (дробления) третичной праманьчжурско-северояпонской формации (Сочава, 1946), приведший к обособлению (сегрегации) вышеупомяну-

тых базовых флор, сопровождался также их *интеграцией* – определенным смешением в благоприятных для этого местообитаниях, с формированием устойчивых буферных (переходных) фратрий. На территории Приамурской субпацфики нами выделены *две буферные фратрии* – *маньчжурско-охотская* (МО) и *маньчжурско-ангаридская* (МА). Буферные формации весьма характерны для лесного покрова бассейна Амура (Сочава, 1980). Смешанная охотско-ангаридская фратрия в свете вышесказанного нами не выделяется.

Лесные сообщества как базовых, так и буферных фратрий довольно четко различаются по своим основным структурным характеристикам, в том числе по обобщенному структурному качеству, выраженному классами бонитета (табл. 2.1). Наиболее высоким бонитетом (I–II классов) отличаются леса буферной маньчжурско-охотской фратрии. Леса Ох и Мм фратрий имеют IV класс бонитета. Пятый класс свойствен исключительно лесным фитоценозам ангаридской флористической фратрии, хотя леса Ан и МА флор могут иметь и высший класс.

2.3. Группы типов леса. Флора как генетически обособленный комплекс видов неотделима от фитоценозов, которые слагаются из ее компонентов (Сочава, 1946). Каждая пробная площадь размером 20×20 м характеризовала определенный *лесной фитоценоз* как устойчивую систему совместно существующих на некотором участке земной поверхности элементов фитобиоты и созданной ими и их предшественниками фитоценотической среды (Быков, 1973). Фитоценоз имеет специфический компонентный состав и структуру, обладает определенным биологическим круговоротом и продуктивностью. Это низшая топологическая категория фитосферы, определяемая как участок, или выдел, растительной ассоциации (Сочава, 1979; Вальтер, 1982). Сходные по видовому составу и жизненным формам лесные фитоценозы группируются в *ассоциации* (Работнов, 1978; Реймерс, 1990), которые в типологическом плане можно рассматривать, согласно Г.Ф. Морозову (1949), как *типы насаждений*, а в пространственном отношении – как микрофитоценозохоры (Сочава, 1979). Это тоже элементарная, но уже в определенной степени генерализованная единица растительного покрова. Тип насаждения соответствует понятию типа лесного биогеоценоза (Сукачев, 1972), что и послужило основанием для включения нами в гео(эко-)системный анализ данной операционной единицы как низшей фитоценотической категории. Для территории Комсомольского заповедника выделены семь групп типов насаждений: леса широколиственные, кедрово-широколиственные, елово-широколиственные, елово-пихтовые, лиственничные и мелколиственные; особую группу типов насаждений образуют лиственничные сфагновые мари.

Используемые для выделения типов насаждений признаки состава и строения древесного полога и остальных ярусов весьма динамичны и особенно резко меняются при коротко-восстановительных (внутривековых) сукцессиях (Колесников, 1956), поэтому наряду с типами коренных и условно коренных (относительно устойчивых) ассоциаций выделена группа типов мелколиственных лесов, объединяющий в себе различные быстротекущие восстановительные стадии растительности.

Для более глубокого ландшафтно-экологического анализа растительного покрова заповедника и особенно для разработки его прогнозно-климатических сценариев нами использована следующая по рангу фитоценологическая категория – *тип леса*. В иерархическом ряду фитоценомеров тип леса адекватен группе и/или классу ассоциаций (Сочава, 1979). Каждый тип леса включает как свою коренную фи-

тоценотическую структуру, так и ее различные переменные состояния – стадии коротко-восстановительных сукцессий, и все они изменяются в процессе эволюции лесного покрова. В этом отношении тип леса – понятие инвариантное, и оно сближается с понятием эпиассоциации (по: Сочава, 1979). Важно подчеркнуть, что каждому типу леса отвечает свой тип условий местопроизрастания, который определяется рельефом и связанным с ним комплексом факторов жизни растений.

По определению Б.П. Колесникова (1956), *тип леса* есть совокупность древесных пород, представляющая собой качественное звено в генетическом ряду развития лесной растительности в той или иной ландшафтно-географической области, этапом определенного лесообразовательного процесса, свойственного данным условиям лесопроизрастания. Тип леса объединяет участки с различными стадиями возрастных и коротко-восстановительных смен, т.е. коренные и производные сообщества. Он характеризуется общностью главной породы и сопутствующих пород, а также видов подлеска и напочвенного покрова. Наконец, каждому типу леса свойственна своя производительность (продуктивность), которая выражена через класс бонитета.

В лесной типологии принято выделять типы леса по составу травяного или мохового покрова. Именно напочвенный покров, согласно концепциям Г.Ф. Морозова и А. Каяндера (Сукачев, 1972), характеризует почвенно-грунтовые условия и биологически равноценные местообитания в качестве основы классификации насаждений. Однако для дальневосточных лесов более важным индикатором выделения типа леса является видовой состав подлеска. Травяной покров имеет гораздо меньшее разнообразие, с преобладанием бореальных видов (Сочава, 1946), и к тому же отличается высокой изменчивостью своего состава на разных стадиях развития лесного сообщества (Колесников, 1956). Благодаря известному явлению взаимозаменяемости экологических факторов (Докучаев, 1949), каждый тип леса может быть представлен различными взаимозамещающими вариантами: климатическими, высотными, экспозиционными, инверсионными, эдафическими, – которые выстраиваются в определенные экологозамещающие ряды (Колесников, 1956).

На территории Комсомольского заповедника нами выделены шесть групп типов леса: 1) широколиственная (ШЛ); 2) кедрово-широколиственная (КШ); 3) пихтово-елово-широколиственная (ЕШ); 4) елово-пихтовая (ЕП); 5) лиственничная (Лист) и 6) лесоболотная (ЛБ), представленная лиственничными марями. Основные лесообразующие породы первой и второй групп типов леса относятся к маньчжурской флоре, четвертой группы – к охотской, пятой и шестой групп – к флорам соответственно маньчжурско-ангаридской и ангаридской. Первые три группа типов леса находят отражение в эколого-фитоценологической схеме В.Б. Сочавы, касающейся формаций маньчжурского смешанного леса (рис. 2.6).

В Нижнем Приамурье распространены южнотаежные хвойные (психромезофильные) леса, а также северный климатический комплекс кедрово-широколиственных лесов, с обедненным составом неморальных видов и значительным участием видов таежных – ели аянской и пихты белокорой (рис. 2.7). Здесь «спутниками» кедра являются: дуб монгольский (*Quercus mongolica* Fisch.), клен мелколистный (*Acer mono* Maxim.), бархат амурский (*Phellodendron amurense* Rupr.), ясень маньчжурский (*Fraxinus mandshurica* Rupr.), типа Таке, ильмы белокорый и горный (*Ulmus propinqua* Koidz., *U. lociniata* Mayr.); из кустарников – лещина маньчжурская (*Corylus manshurica* Max.), элеутерококк колючий (*Eleutherococcus senticosus* Max.), чубушник (*Philadelphus tenuifollus* Rupr.); из лиан –

лимонник китайский [*Schizandra chinensis* (Turcz.)], виноград амурский (*Vitis amurensis* Rupr), актинидия каламикта (*Actinidia kolomicta* Max.). Для травостоя характерны папоротники.

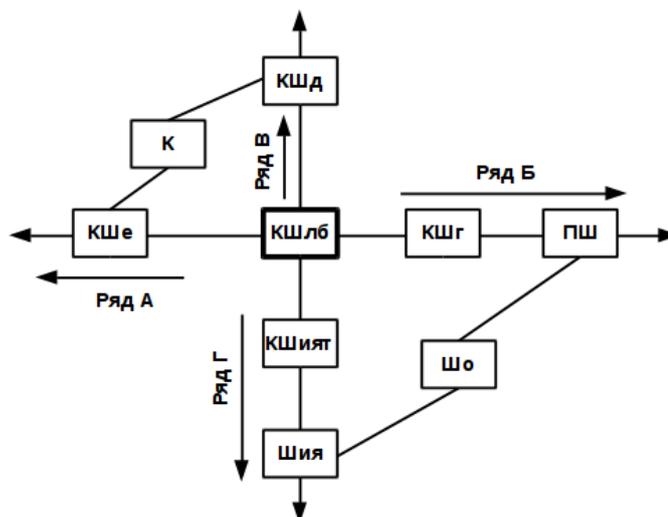


Рис. 2.6. Эколого-фитоценологическая схема формаций маньчжурского смешанного леса (по: Сочава, 1946)

Экологические ряды: А – снижение температуры почвы и обеднение ее минеральными веществами; Б – увеличение влажности воздуха и продолжительности вегетационного периода; В – уменьшение влажности почвы и воздуха; Г – рост увлажнения почвы проточными водами. Кедрово-широколиственные формации: КШЛб – с липой и желтой березой; КШе – с елью аянской; КШД – с дубом; КШият – с ильмом, ясенем и тополем. Широколиственные формации: Шия – с ильмом и ясенем; Шо – с японской ольхой. К – формация кедровых боров

Район Комсомольского заповедника находится вблизи северной границы ареала кедра корейского. Это «область распыленного состояния кедровых лесов» (Колесников, 1956), которые не имеют сплошного распространения, а встречаются отдельными (островными) массивами в море хвойных таежных лесов, что особенно подчеркивает их реликтовый характер. Кедровники представлены здесь в основном чубушниково-актинидиевыми ассоциациями, с березой желтой (*Betula schmidta* Rgl.), липой (*Tilia munshurica* Rupr.) и папоротниками. Они приурочены к наиболее благоприятным для кедра хорошо дренированным и теплым местообитаниям на крутых скалистых горных склонах до абс. высот 200–250 м (изредка до 400 м, горные кедровники) и на высоких террасах широких речных долин (долинные кедровники, приуроченные к их нижней высотной границе). Между разобщенными массивами кедровников широко распространены возникшие в результате частых пожаров и хозяйственной деятельности длительно- и устойчиво-производные лиственные леса, с преобладанием дуба и липы. На побережье Японского моря, подверженном постоянному действию морских туманов, кедровые леса практически отсутствуют. В межгорных долинах с резко выраженной климатической инверсией формируются «сибирские континентальные экотоны» (Сочава, 1980), с сильным зимним выхолаживанием и мерзлотно-таежными почвами, и здесь леса с маньчжурской флорой исчезают.

Связи типов леса с типами насаждений выявлены с помощью информационных мер их бинарных отношений (см. главу 3). Выделяются две плеяды типов леса: 1) Шл + КШ и 2) ПЕ + ЕШ, – в пределах которых один и тот же тип насаждений

может входить как в первое, так и во второе звено данной плеяды. При этом для Шл и КШ лесов экологический доминант типа насаждения соответствует типу леса того же названия. Вместе с тем, почти чисто широколиственные насаждения нередко включаются в КШ типы леса, если они имеют значительный подрост кедра корейского. И наоборот, перестойные кедрячи с мощным подростом широколиственных входят в собственно широколиственный тип леса. Все это обусловлено, во-первых, взаимной флорогенетической близостью этих лесных сообществ, а во-вторых, – возрастной и вековой цикличностью динамических смен этих представителей маньчжурской флоры, согласно Б.П. Колесникову (1956).



**Рис. 2.7. Широколиственно-елово-пихтовый лес,
папоротниково-разнотравный**
Фото П.С. Петренко

Во второй плеяде смешанные ЕШ насаждения оказались ведущими при выделении не только этой буферной ассоциации, но и базового типа пихтово-еловых лесов. Таким образом, в тип леса аянских пихто-ельников (охотской флоры) входят темнохвойные насаждения с существенной примесью широколиственных пород. В напочвенном покрове этих лесов господствуют бореальные виды, однако при значительном участии видов неморальных.

В типе леса лиственничных лесов помимо самой лиственницы даурской и Каяндера значительную долю составляют пихтово-еловые сообщества с участием лиственницы.

2.4. Лесообразовательные процессы. Описывая подробно эти процессы на юге Дальнего востока, Б.П. Колесников охарактеризовал леса этого обширного экорегиона «как леса горно-долинного ландшафта и муссонного климата, <...> весьма изменчивые в пространстве и чрезвычайно динамичные, т.е. как исключительно многоформенные и непостоянные по внешнему облику» (1956, с. 136). Именно *многоформенность* и *динамичность* отличают лесные формации бореальной и неморальной Евразийской субпацифики от их внутриматериковых равнинных и горных аналогов на Русской равнине и в Западной Сибири, на Урале и Алтае, в Саянах и Забайкалье, в Карпатах и Альпах. Этим аналогам свойственны относительно малый и экологически однородный состав фитоценологических компонентов и довольно однообразные по строению типы леса.

В отличие от Западной и Восточной Европы, а также Западной Сибири, на Юге Дальнего Востока в течение всего четвертичного периода не было сплошного покровного оледенения, и оно совершенно не коснулось приамурских равнин (Ни-

кольская, 1969), поэтому растительный покров здесь не испытывал перерывов в развитии. Начиная с палеоген-неогенового времени, долина Амура сыграла роль огромного рефугиума лесных, степных и лугово-пойменных растений с весьма различной экологией; она оказалась также ареной их миграционных путей (Титов, 1952). По спорово-пыльцевым данным угленосных осадков в Средне-Бикинской впадине (Худяков, 1972), уже в миоценовое время (около 25 млн. лет назад) росли смешанные хвойно-широколиственные леса, с участием как субтропических видов, так и представителей умеренно-теплолюбивых (суббореальных) и даже умеренно-холодолобных (бореальных) форм.

Таким образом, еще задолго до четвертичных оледенений в Приморье и Приамурье произошло смешение весьма контрастных флор, что, несомненно, явилось результатом влияния уже тогда существовавшего здесь муссонного климата. Ранее полагалось (Короткий, 1972; Ахметьева, 1977), что в Приморье и Приамурье климат всегда оставался влажным и это должно было способствовать сохранению флористического богатства лесов. Однако более поздние исследования показали (Короткий и др., 1999), что в течение плейстоцена и голоцена в данном регионе существенно изменялись не только температура, но и годовое количество осадков, и это могло сыграть прогрессивную лесообразовательную роль. Меняющиеся условия увлажнения в наибольшей степени стимулируют морфогенез (Сочава, 1946), что должно благоприятствовать росту фитоценологического разнообразия лесов.

Находясь в течение длительного времени в условиях муссонного климата, растительный покров Приморья и Приамурья развивался непрерывно. Переход флора и растительность от третичного периода к четвертичному произошел относительно плавно (Криштофович, 1946; Сочава, 1946), с миграцией элементов третичной флоры с севера на юг и обратно и с внедрением в их состав представителей холодного климата (Колесников, 1969). В результате возникла характерная для Маньчжурской флористической области «сборность» флоры (Урусов, 1988).

Формирование рельефно-субстратной основы в условиях частых и резких изменений климата в четвертичное время привело к повышению пластичности ландшафтов, а сам общий тренд континентализации обусловил все более возрастающую ландшафтообразующую роль климатических процессов (Короткий и др., 2011). Шло «последовательное формирование растительного покрова путем приобая волн с севера и северо-востока, с отложением <...> продуктов флористического привноса» (Криштофович, 1946, с. 64). Поэтому хотя маньчжурские хвойно-широколиственные леса – явление достаточно молодое, они оказались хранителями многих древнейших элементов флоры (*Alnus japonica*, *Ulmus laciniata*, *Quercus mongolica* и др.), родовые группы которых восходят к меловому периоду (Васильев, 1958). Как известно (Толмачев, 1974), в геологической истории миграция растений особенно эффективна при изменении соотношений суши и моря, с появлением и исчезновением мостов. Материковая окраина Северной Евразии оказалась на перекрестке миграционных путей (Юрцев, 1974). В результате таких специфических и длительных лесообразовательных процессов произошло постепенное перерождение третичных теплолюбивых субокеанических формаций в более умеренные, приспособленные к резко выраженным сезонным гидротермическим контрастам. Важнейшим фактором этих лесообразовательных процессов явились новейшие тектонические поднятия в области Сихотэ-Алиня, Баджалского и Буреинского хребтов, с возникновением высотной биоклиматической поясности и многочисленных котловин – очагов формирования континентальных воздушных масс (Сочава, 1950).

Даже представители современной мерзлотно-таежной флоры «лиственничники в процессе эволюции объединили различные по генетическим связям и центрам происхождения третичные виды и их потомки» (Куренцова, 1973, с. 173). По образному выражению А.Н. Криштофовича, богатство флоры Юга Дальнего Востока «есть лишь результат ее насыщенности до предела климатических возможностей» (цит. по: Колесников, 1969, с. 218).

Известная метахронность сверхвековых колебаний температуры и количества осадков в плейстоцене (Марков и др., 1965) послужила, по-видимому, одной из причин трансгрессии в реликтовые кедрово-широколиственные леса представителей холодной гумидной охотской флоры (прежде всего, ели аянской), которая уже в миоцене слагала зону хвойной тайги (Криштофович, 1946). Одной из последних могла быть такая трансгрессия, например, в фазу кедрово-елово-широколиственных лесов на рубеже атлантического и суббореального периодов голоцена (4,7–4,1 тыс. л. н.), когда произошло похолодание при еще высокой увлажненности (Короткий и др., 1999). Этот лесообразовательный процесс как результат тихоокеанского влияния продолжается в Приамурской субпацифике и в настоящее время. Трансгрессия представителей ангаридской континентальной флоры – в частности, лиственницы даурской и Каяндера, оказалась более локализованным явлением, связанным с климатическими инверсиями в условиях горно-долинного рельефа. Тем не менее, в процессе вековых смен произошло расширение ареала лиственницы, с внедрением ее в смешанные леса (Куренцова, 1973).

Итогом описанных лесообразовательных процессов стало известное флористическое богатство и ценотическое разнообразие лесов Юга Дальнего Востока. Прежде всего, смешанные кедрово-широколиственные и, в меньшей степени, хвойные леса здесь имеют многовидовой состав и эколого-биологическую разнообразность фитоценологических компонентов по всем ярусам (рис. 2.8). С этим связаны сложность и запутанность межвидовых отношений и многообразие самих лесообразовательных процессов, который складывается из возрастных, вековых и восстановительных смен лесных сообществ. Результатом этих отношений являются: вертикальная сомкнутость (монолитность) растительных ярусов, групповое расположение особей, наличие многих возрастных поколений древостоев в лесном сообществе, периодичность хода роста деревьев в целом и любого возрастного поколения, наконец, обостренная межвидовая конкуренция особей и как следствие – общее снижение бонитета лесов и их продуктивности, что не соответствует потенциальным возможностям среды местопроизрастаний (Колесников, 1956).

С другой стороны, благодаря многовидовому составу, возрастные смены древостоев совершаются в различных местопроизрастаниях по единой спиралевидной схеме, с цикличностью не менее 2–2,5-векового периода (Колесников, 1956). Спиралевидность (незамкнутость) этих циклов проявляется в длительно восстановительных и даже устойчиво-необратимых сукцессиях и вызывает общую тенденцию вытеснения кедра из структуры древостоя лиственными породами в Приморье и хвойными (преимущественно елью аянской) – в Среднем и Нижнем Приамурье. Возникают длительно восстановительные и даже устойчивые естественно-необратимые лесные сообщества, состоящие из представителей других лесных флор. Для Приамурья – это замещение маньчжурской флоры либо охотской, либо ангаридской. Неравномерная возрастная структура является характерной чертой девственных широколиственно-кедровых лесов (Nakamura, Krestov, 2005).



Рис. 2.8. Липово-пихтово-кедровый лес, осоковый, с жимолостью и деревом канадским
Фото П.С. Петренко

Если резкая изменчивость лесов в пространстве обусловлена сменой условий местопроизрастания, т.е. мезо- и микромасштабными геоморфологическими факторами и территориальными контрастами оро-климатических взаимодействий, то их многовидовой состав и структурное многообразие являются следствием суперпозиции (взаимного наложения) возрастных, вековых и восстановительных (демутиационных) смен лесных сообществ. При этом возрастные смены вызывают из поколения в поколение постепенные количественные преобразования условий местообитания – прежде всего, накопление органики, изменения гидротермических параметров эдафотопов и трофности почв. Такая средообразующая деятельность компонентов фитобиоты (Исаков и др., 1986) создают предпосылки для необратимых вековых смен основных лесообразующих пород. Каждая из таких смен означает естественное завершение данного климакса, с истощением минеральных запасов эдафотопа и с последующей сукцессией фитоценоза, направленной на восстановление почвенных ресурсов, благоприятных для функционирования нового климакса (Керженцев, 2006).

На Дальневосточном бореальном экотоне, с его флористическим богатством смешанных лесов и с их сложной разновозрастной и многоярусной структурой, этот процесс получил особенно широкое распространение, ярким примером чего служит отмеченная выше смена кедра корейского елью аянской, с развитием кедрово-еловых и елово-широколиственных сообществ. Многолетняя динамика кедрово-широколиственных лесов в соответствии со схемой Ивашкевича-Колесникова достаточно подробно описана в работе (Nakamura, Krestov, 2005).

В других случаях, особенно после пожаров, процесс возрастных и вековых смен кедрово-широколиственных лесов сопровождается вытеснением кедра мелколистными породами (желтой и амурской березой и осиной), с отодвиганием на второй план широколиственных пород (дуба, ясеня, липы) и с заменой мезофильных маньчжурских видов растений на психромезофильные таежные виды (Колесников, 1956). Подобные пирогенные смены лесного покрова можно отнести к категории *эксплерентов*, по определению (Миркин, Розенберг, 1983). Они характерны для многих участков Комсомольского заповедника, особенно в его северо-восточной наиболее равнинной части.

Таким образом, вековые фитоценоотические смены, приводящие в конечном итоге к замене одной лесной формации другой, слагаются из ряда этапов, поэтому могут быть представлены в виде некоторого *генетического ряда лесных группировок* (Колесников, 1956). Следовательно, выделяемые нами для экорегиона Комсомольского заповедника *группы типов леса* отражают не только зонально-географическую, высотно-поясную и локальную пространственную дифференциацию растительного покрова данной территории, но и определенные стадии эндоэкогенетических сукцессий, по В.Н. Сукачеву (1972), в рамках тех или иных ороклиматических условий. В этом кроется несомненная сложность факторально-динамической ординации лесов Приамурской субпафифики, поскольку необходимо разделять между собой фитоценологические структуры, обусловленные, с одной стороны, внешними (климатическим, геоморфологическими и литоэдафическими) факторами, а с другой, – процессами автохтонного развития самих лесных сообществ, которые могут существенно «смазывать» роль тех или иных внешних факторов, снижая результаты градиентного факторного анализа групп типов леса и лесных биогеоценозов в целом.

3.5. Катены и микроландшафты. В горных странах все природно-территориальной структуры носят так или иначе ороклиматический характер (Котляков, Комарова, 2007). Суперпозиция (взаимное наложение) двух исходных факторов формирования горных ландшафтов: эрозионно-тектонического рельефа и зонально-регионального климата, – создает определенную *ороклиматическую систему*. Последнюю мы трактуем как пространственно упорядоченное взаимодействие множество абиотических факторов разного порядка, создающих определенные граничные условия формирования почвенно-биотического «ядра» природных комплексов соответствующего таксономического ранга. Ороклиматическая система охватывает два основных иерархических уровня геосферы – региональный и локальный (топологический). Применительно к горным странам система регионального уровня включает в себя три основных элемента: высотно-ярусный (геоморфологический), долготно-секторный и циркуляционно-экспозиционный (климатический). Локальная же ороклиматическая система гор состоит из следующих элементов: высотно-поясного (внутриярусного, биоклиматического), солярно-экспозиционного и литоэдафического.

Ороклиматическую систему горной страны уже по самому его определению и ландшафтному облику (Котляков, Комарова, 2007) следует отнести в первую очередь к зональному (изопотенциальному) типу географической среды, что проявляется в его высотно-поясной биоклиматической структуре. К тому же сама система геоморфологической ярусности горных территорий имеет ярко выраженные климатические высотно-зональные черты (Исаченко, 1963), что позволяет говорить о совмещении в горах биоклиматической зональности с вертикальными геоморфологическими ярусами (Гвоздецкий, 1963).

Материалы крупномасштабной ландшафтно-экологической съемки на низкогорной территории Комсомольского заповедника позволяют установить роль географических экотонов разного масштаба в пространственной фитоценологической и ландшафтной организации. Мы будем рассматривать *два иерархических уровня ороэкотонов – локальный и субрегиональный*. Первый уровень представлен собирательной катенарной системой локальных типов местоположений (сквозной по всей модельной низкогорно-долинной территории). В пределах полигона все лесные биогеоценозы (ландшафтные фации) были распределены по шести локальным ти-

пам местоположений (МП), которые образуют определенную *катену* – векторную топологическую системы ландшафтных сопряжений. Согласно (Полынов, 1956; Глазовская, 1964), выделены следующие типы МП (в направлении от местного водораздела к местному же базису денудации): элювиальный (Э), транэлювиальный (ТЭ), транзитный (Т), трансаккумулятивный (ТА), аккумулятивный (А) и супераккумулятивный + элювиально-аккумулятивный (Са_q). На элювиальных местоположениях формируются *плакорные группы лесных гео(эко-)систем*, которые служат субрегиональными и локальными представителями данного зонально-регионального биоклиматического фона, по Г.Н. Высоцкому (1909, 1960). Остальные геотопы и микроландшафты рассматриваются как *экстрозональные*, по определению (Спрыгин, 1986), отображающие фоновые условия других регионов, нередко весьма удаленных.

Второй уровень ороэко-тонов образует векторная система *микроландшафтов* (Глазовская, 1964), состоящая из парагенетических пространственных рядов (катен) элементарных природных комплексов – ландшафтных фаций. По схемам таксономического и территориального деления горных ландшафтов (Геренчук и др. 1963; Федина, 1971; Гвоздецкий, 1972; Миллер, 1974; Сочава, 1978) данный уровень соответствует категории подтипов, либо видов ландшафтов и относится к таксономическому рангу высотной (горной) местности, сложного урочища, а также мезогеохоры.

В соответствии с концепцией Б.Б. Полынова (1956), предполагающей «сквозную» (трансуровневую) систему ландшафтных сопряжений, для второго уровня определялись территориальные единства (микроландшафты), аналогичные единицам первого уровня. Микроландшафты выделены по сочетанию двух геоморфологических признаков лесных биогеоценозов – типов их мезомасштабных местоположений и соллярной экспозиции склонов (для транзитных типов МП). Эти объединения являются элементами сложной горно-долинной системы мезомасштабных ландшафтных сопряжений (мезокатен). Выделены семь таких элементов – *групп микроландшафтов*: 1) горные элювиально-транэлювиальные Э–ТЭ(гор), сублитоморфные; 2) горные транзитные и трансаккумулятивные теневых склонов Т–ТА(г-тен), лито-гидроморфные; 3) горные транзитные солнцепечных и нейтральных склонов Т(г-с-н) литоморфные; 4) предгорные трансаккумулятивные солнцепечные и нейтральные ТА(п/г-с-н), сублитоморфные; 5) долинные элювиальные Э(дол), сублитоморфные; 6) долинные аккумулятивные А(дол) субгидроморфные; 7) долинные супераккумулятивные Са_q(дол), гидроморфные. Объединение микроландшафтов солнцепечных и нейтральных горных склонов в одну группу проведено на основе взаимной близости этих склонов по суммарной радиации и радиационному балансу вегетационного периода для Приамурско-Приморского экорегиона (Выгодская, 1981).

На рис. 2.9 представлена карта групп микроландшафтов, а в табл. 2.2 дано распределение по этим группам флористический фратрий, групп типов леса и их зонально-географических групп (по результатам бинарной ординации, см. главу 3).

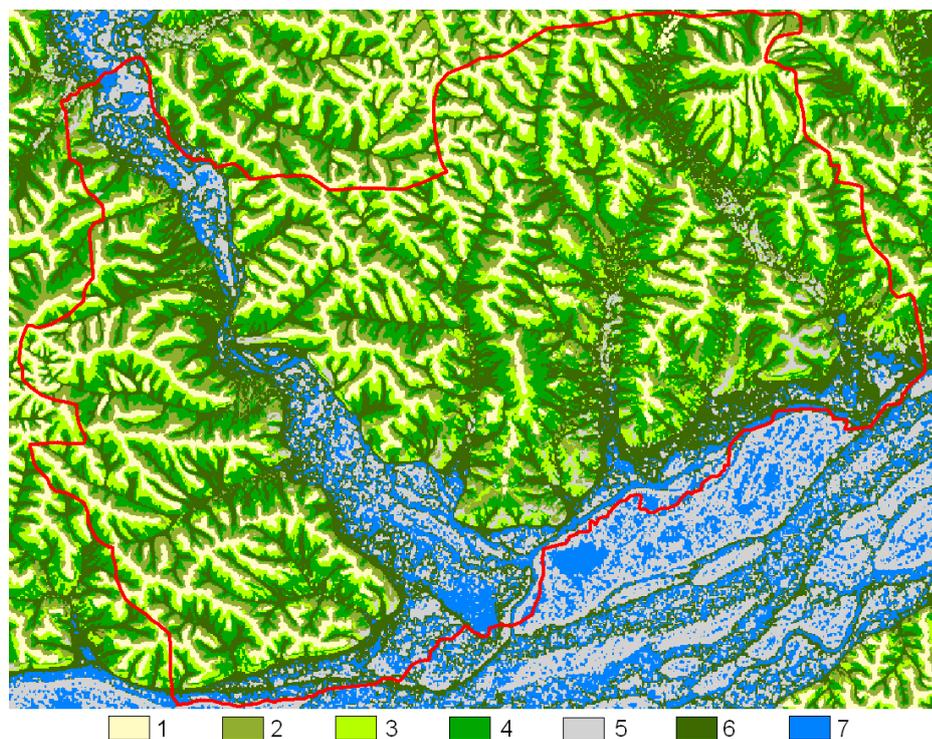


Рис. 2.9. Карта групп микроландшафтов Комсомольского заповедника
(составлена Л.С. Шарой, при участии Э.Г. Коломыца и П.С. Петренко):

- 1 – Э–ТЭ(г), низкогорные; гребни водоразделов и привершинные склоны с кедрово-широколиственными сухими лесами, на каменистых буро-подзолистых почвах;
 - 2 – Т– ТА(г-тен.), низкогорные; разной крутизны теневые склоны и их подножья, с пихтово-еловыми, елово-широколиственными и лиственничными лесами (влажные) на буро-подзолистых и гумусо-иллювиальных каменистых почвах;
 - 3 – Т(г-с-н.), низкогорные; солнцепечные и нейтральные склоны разной крутизны с кедрово- и елово-широколиственными лесами и дубняками, с ясенем (влажные), на бурых сильно щебнистых слабо оподзоленных почвах;
 - 4 – ТА(п/г-с-н), предгорные; солнцепечные и нейтральные склоны разной крутизны с кедрово- и елово-широколиственными лесами и дубняками, с ясенем (влажные), на бурых щебнистых слабо оподзоленных почвах;
 - 5 – Э(д), долинные, плакорные; увалистые средней крутизны и покатые водоразделы с дубово-липовыми, а также кедрово- и елово-широколиственными лесами (свежие) на буро-подзолистых слабо каменистых почвах;
 - 6 – А(д), долинные; днища долин горных рек и подгорные шлейфы с широколиственными и лиственничными лесами (сырые) на аллювиальных подзолисто- и торфянисто-глеевых, местами мерзлотных почвах;
 - 7 – Са_q, бессточные западины на равнинах и в долинах рек с заболоченными сфагновыми редкостойными лиственничниками (мари, мокрые) на торфяно-бугристых длительно-сезонномерзлых почвах.
- Типы мезоместоположений (по: Полынов, 1956; Глазовская, 1964): Э – элювиальный; ТЭ – трансэлювиальный; Т – транзитный; ТА – трансаккумулятивный; А – аккумулятивный; Са_q – супераквальный

Территория Комсомольского заповедника занимает юго-западный форпост Нижне-Амурской орографической группы (Никольская и др., 1969), с преобладающим низкогорным рельефом и с вклинившимся северо-восточным участком Средне-Амурской равнины (по левобережью Амура и низовью его притока – р. Горин). Морфотектоническая субпацифическая репрезентативность этой территории состоит в том, что она представляет собой мезозойскую эпигеосинклиналиную оро-

генную структуру, прогрессивно развивавшуюся еще в палеогене и неогене как пограничная зона между Тихим океаном и азиатскими континентальными площадями, с геосинклинальным комплексом пород, залегающих одним краем на океанической коре, а другим – на коре континентального типа (Худяков, 1977).

Таблица 2.2

Комсомольский заповедник. Принадлежность флористических фратрий, групп типов леса и их зонально-географических групп к различным группам микроландшафтов

(по матрицам частных коэффициентов связи, см. главу 3)

Группы микроландшафтов	Флористические фратрии ($K(A;B) = 0,170$)	Группы типов леса ($K(A;B) = 0,169$)	Зональные группы леса ($K(A;B) = 0,212$)
1 – Э–ТЭ (гор)	Мк	КШ + Шл	Бореально-неморальная + бореальная и неморальная (в равной степени)
2 – Т–ТА (г-тен)	Ох + МА	ЕШ + ПЕ	Неморально-бореальная
3 – Т (г-с-н)	МО	ПЕ + КШ + ЕШ	Бореально-неморальная + бореальная
4 – ТА (п /г-с-н)	МА	Лист + ПЕ + КШ	Неморально-бореальная
5 – Э (дол)	Мм + Мк + МО	ЕШ + Шл + КШ	Бореальная и неморальная (в равной степени)
6 – А (дол)	Мм + Ан	Лист + Шл	Бореальная + неморально-бореальная
7 – Саг (дол)	Ан	ЛБ	Бореальная + неморально-бореальная

Примечание. Жирным шрифтом выделены экологические доминанты.

В результате геоморфоструктурной интеграции в кайнозое впадин и поднятий в единые пассивные геоблоки (сегментарные плиты) территория заповедника оказалась в Амуро-Уссурийской шовной зоне, разделяющей две таких плиты – Монголо-Охотскую и Сихотэ-Алиньскую. Морфотектонической особенностью шовной зоны является активная «поляризация» двух главных геоморфоструктур: одновременное прогибание межгорных депрессий и поднятие горных массивов, с локализацией долинных педиментов и с «захлестыванием» останцовых возвышенностей плащом грубообломочного материала (Худяков, 1977). В таких морфотектонических условиях парагенетическая система мезомасштабных ландшафтных сопряжений должна быть выражена особенно отчетливо, что и нашло отражение в соответствующей пространственной дифференциации микроландшафтов по территории заповедника.

3. МЕТОДЫ ЭМИПИРИКО-СТАТИСТИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ

3.1. Общие положения. Системный подход предполагает использование в исследовательском процессе весьма широкого понятия – организации, организованности ландшафтов или экосистем (Преображенский, 1986; Арманд, 1988). Это понятие охватывает две части: 1) внутреннюю упорядоченность, согласованность и взаимодействие частей целого; 2) совокупность процессов функционирования, управления и саморегуляции на каждом структурном уровне. Ландшафтная организация включает два взаимосвязанных, но противоположных процесса – интеграцию различных геокомпонентов в целостные природные единства (биогеоценозы,

местности, ландшафты) и дифференциацию этих единств на относительно обособленные территориальные части разного масштаба, т.е. соподчинение их структурных уровней – локального, регионального и планетарного. Такая двойственность организации географического пространства (интеграция–дифференциация) находит отражение в двух ветвях иерархии геосистем – компонентной и ареальной (Геттнер, 1930). Соответственно различают два основных типа моделей ландшафтной организации – моносистемный и полисистемный (Преображенский, 1969). Первый из них характеризует межкомпонентные ландшафтные связи, второй – связи межкомплексные.

3.2. Эмпирический материал. Эмпирико-статистическое моделирование ландшафтных связей проведено по разработанной нами методике (Коломыц, 2008) на основе материалов крупномасштабной ландшафтно-экологической съемки, проведенной в 2011–2014 г.г. на модельном полигоне Комсомольского заповедника (см. рис. 3.1). На 55 пробных площадях полигона была снята информация о состоянии лесных экосистем по 76 качественным и количественным характеристикам:

- | | |
|---|---|
| 1. Абсолютная высота местности, м | 30. Процент ели от общего количества пород |
| 2. Солярная экспозиция склона | 31. Процент пихты от общего количества пород |
| 3. Угол наклона поверхности, град. | 32. Процент дуба монгольского от общего количества пород |
| 4. Тип локального местоположения | 33. Процент лиственницы от общего количества пород |
| 5. Литология коренных пород | 34. Температура почвы на глубине 30 см, °C |
| 6. Мощность горизонта A ₀ (A _d), см | 35. Температура почвы на глубине 40 см, °C |
| 7. Мощность горизонта A ₁ , см | 36. Температура почвы на глубине 50 см, °C |
| 8. Мощность горизонта A ₂ , см | 37. Температура почвы на глубине 60 см, °C |
| 9. Мощность горизонта B, см | 28. Температура почвы на глубине 70 см, °C |
| 10. Отношение A ₀ /A ₁ | 39. Вертикальный температурный градиент, °C/см |
| 11. Отношение A ₁ /B | 40. Влажность почвы горизонта A ₀ |
| 12. Отношение (A ₀ + A ₁) /B | 41. Влажность почвы горизонта A ₁ |
| 13. Мощность гумусового профиля, см | 42. Влажность почвы горизонта A ₂ |
| 14. Механический состав гор. A ₁ | 43. Влажность почвы горизонта B |
| 15. Механический состав гор. B | 44. pH водный горизонта A ₁ |
| 16. Мера сложности почвенного профиля, бит | 45. pH водный горизонта A ₂ |
| 17. Литомасса в горизонте A ₁ , % | 46. pH солевой горизонта A ₁ |
| 18. Литомасса в горизонте B, % | 47. pH солевой горизонта A ₂ |
| 19. Флористические фратрии | 48. Гидролитическая кислотность почвы |
| 20. Типы насаждений | 49. Сырая надземная фитомасса травостоя, г/м ² , MG |
| 21. Микрорландшафты | 50. Воздушно-сухая надземная фитомасса травостоя, г/м ² , DG |
| 22. Экологические группы травостоя | 51. Запас древесины расчетный (BW) , т/га, BW-I |
| 23. Ценоотические группы травостоя | |
| 24. Зональные группы травостоя | |
| 25. Мера флористического разнообразия трав.-кустарнич., бит (баллы) | |
| 26. Мера флористического разнообразия кустарников, бит (баллы) | |
| 27. Мера флористического разнообразия древостоя, бит (баллы) | |
| 28. Процент липы от общего количества пород | |
| 29. Процент кедра корейского от общего количества пород | |

52. Скелетная древесно-кустарниковая фитомасса (BS), т/га
53. Общая надземная масса подроста и подлеска (BB), т/га
54. Общая зеленая масса (BV), т/га
55. Общая живая надземная фитомасса (BL), т/га
56. Масса корней (BR), т/га
57. Общая живая фитомасса – надземная и подземная (BC), т/га
58. Годичный прирост скелетной фитомассы (PS), т/га в год
59. Годичная продукция зеленой массы (PV), т/га в год
60. Общая годовая продукция лесного фитоценоза (PC), т/га в год
61. Весь запас углерода, $B(C)$, т/га
62. Чистая продукция углерода (NPP), т/га в год
63. Бонитет
64. Измеренный запас древесины, $BW-2$
65. Группы типов леса
66. Освещенность под пологом леса, люкс.
67. Коэффициент годового оборота надземной фитомассы, $KR = PV / BL$
68. Показатель вертикального распределения фитомассы, $IV = [(0,2 \cdot BB + DG)] / (BV + DG)$
69. Температура почвы на глубине 20 см.
70. $ПЭЭ = PC / BC$ – показатель эффективности работы растительного вещества, КПД лесного фитоценоза
71. $KK = KR / \tau$ – коэффициент конкурентоспособности лесообразующих пород. Здесь τ – средневзвешенный возраст лесообразующих пород
72. Возраст лесообразующих пород
73. Типы местообитания
74. Глубина залегания грунтовых вод
75. Высотно-экспозиционная зональность
76. Аллометрический коэффициент, $KA = \log_2 P / \log_2 B$.

3.3. Расчеты живых фитомасс и продуктивности лесных насаждений. Эти расчеты проводились по общим и региональным таблицам биологической продуктивности полных (нормальных) насаждений (Швиденко и др., 2008), для чего были использованы средний возраст и бонитет каждой породы – исходные параметры, полученные при таксации леса на пробных площадях. Шапка расчетных таблиц биологической продуктивности, заимствованная из данной монографии, имела вид:

Ствол	В том числе кора	Древесина кроны	Хвоя, листва	Итого надземн.	Корни	Итого	Подрост и подлесок	Напочв. покров	Всего	Текущ. прирост
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11

Расчеты производились следующим образом.

А. Фитомассы (живые)

BW – брался признак (1) (запас стволовой древесины);

BS – складывали признаки: (1) + (3) + (0,8 · (8));

здесь брались полностью признаки 1 и 3 и 0,8 от значения признака 8;

BB – это был один признак (8);

BV – складывали значения признаков: (4) + (9) + (0,2 · (8));

BL – складывали параметры: $BS + BV$;

BR – складывали признаки: (6) + (3 · (9)) + (0,45 · (8)); это сумма корней деревьев, подроста с подлеском и напочвенного покрова (трав); масса корней травостоя в три раза больше его зеленой массы;

BC – складывали параметры: $BL + BR$.

Зеленая масса напочвенного покрова (BG) определялась дополнительно эмпирически – с помощью укусов на геоботанических микроплощадках.

Б. Продуктивность

PS – складывали признаки: (11) + (0,14 · (8));

PV – складывали признаки:

(9) + (0,15 · (8)) + (4 полностью, если дерево лиственное: береза, дуб, липа и

т.п.);

- « - + (0,33·(4), если это сосна, кедр или кедр. стланик);

- « - + (0,125·(4), если это ель, пихта).

PC (NPP) – складывали параметры:

$PS + PV + (0,07·(8)) + (0,12·(11))$, для сосны, березы, ольхи, черемухи, рябины);

- « - + (0,22·(11), для ели, пихты, осины, тополя, дуба);

- « - + (0,43·(11), для липы, клена, вяза, ильма).

Реальные значения фитомасс и продуктивности были получены при дальнейших расчетах, с учетом формулы древостоя на пробной площади и сомкнутость крон, пересчитанной на полноту леса по нашей эмпирической зависимости. В табл. 4.1 приведен пример результатов этих расчетов.

Таблица 3.1

Пример результатов расчета фитомасс (т/га) и продуктивности (т/га в год) лесного фитоценоза

Пробная площадь 8. Формула древостоя: 6Б 3П 1Е. Сомкнутость крон – 0,4.

Полнота леса – 0,55.

Параметры	Береза		Пихта		Ель		Сумма	
	<i>a</i>	<i>б</i>	<i>a</i>	<i>б</i>	<i>a</i>	<i>б</i>	<i>б</i>	<i>в</i>
<i>BW</i>	134,9	80,94	81,2	24,36	76,4	7,64	112,94	62,12
<i>BS</i>	163,98	98,39	96,64	28,99	93,62	9,362	136,74	75,21
<i>BB</i>	4,6	2,76	1,8	0,54	2,9	0,29	3,59	1,97
<i>BV</i>	7,92	4,75	10,46	3,138	14,28	1,428	9,32	5,12
<i>BL</i>	171,9	103,14	107,1	32,13	107,9	10,79	146,06	80,33
<i>BR</i>	44,47	26,68	25,11	7,53	32,4	3,24	37,46	20,60
<i>BC</i>	216,37	129,82	132,21	39,66	140,3	14,03	183,52	100,93
<i>PS</i>	1,144	0,69	2,22	0,67	1,81	0,181	1,53	0,84
<i>PV</i>	7,69	4,61	2,67	0,8	3,81	0,38	5,8	3,19
<i>PC</i>	9,22	5,53	5,45	1,64	6,13	0,61	7,78	4,28

Примечание. Результирующие варианты: *a* – при 100-процентном содержании данной породы и при полноте леса 1; *б* – при ее содержании по формуле древостоя и при полноте леса 1; *в* – итоговый результат, учитывающий формулу древостоя и полноту леса.

3.4. Моносистемное моделирование. В моносистемном моделировании гео(эко-)систем широко используются методы теории информации, наиболее адекватные принципам организации систем (Эшби, 1959; Каствлер, 1960; Хильми, 1966; Пузаченко, Мошкин, 1969; А.Д. Арманд, 1975; Дьяконов, 1986 и др.). Понятия «организация» и «отображение» эквивалентны друг другу, поэтому организация системы неразрывно связана с информацией как содержанием отображения внешних воздействий в ее структуре и поведении. Идеологической основой теоретико-информационного подхода к изучению моносистемной организации лесного покрова служит известная континуальная парадигма в фитоценологии. Среди основных положений континуализма для нас наиболее важны представления об экологической обусловленности состава растительности, низком уровне ее целостности и стохастичности пространственного распределения видов и сообществ, что позволяет широко использовать информационно-статистические методы анализа (Раменский, 1971; Уиттекер, 1980; Миркин, 1985).

Основными параметрами межкомпонентных связей, которые были нами использованы, являются два (Пузаченко, Скулкин, 1981): нормированный коэффициент сопряженности $K(A;B)$ явления *A* с фактором *B* (в каждой паре признаков) и частный коэффициент связи C_{ij} как средство «раскрытия кода информации», позволяющее определить степень пространственной связности отдельных градаций (со-

стояний) явления (a_i) и фактора (b_j). По первому параметру строилась общая информационная модель гео(эко-)системы на множестве выбранных признаков. По второму же параметру устанавливали систему *экологических ниш* каждого значения (градации) явления A в пространстве значений фактора B . Речь идет о пространственной и ресурсной трактовках известного многогранного понятия экологической ниши, близких к понятию местообитания, по Ю. Одуму (1975), и характеризующих некоторую область потребления объектом вещественно-энергетических ресурсов (Свирежев, 1982). В нашем рассмотрении экологическая ниша есть реализованный диапазон распространения лесных сообществ, а также их флорогенетических и зональных группировок в одном из парциальных пространств ведущих экологических факторов: положения в рельефе и в системе локальных сопряжений, свойств почвообразующих пород и соответствующих состояний гидроэдафотопов.

Информационный анализ полученного эмпирического материала был проведен по известной методике (Кастлер, 1960; Пузаченко, Мошкин, 1969; А.Д. Арманд, 1975; Пузаченко, Скулкин, 1981) с помощью компьютерных программ (Коломыц, 2008). В матрице значимых (>1) частных коэффициентов связи по столбцам идут градации явления, а по строкам – градации фактора. Каждый вектор-столбец описывает экологическую нишу определенной градации явления в пространстве значений данного фактора. Градации фактора с наибольшими значениями коэффициента связи образуют некоторую область доминирования явления (в дальнейшем будем ее называть *экологическим доминантом*), остальные же относятся к «размытой» части ниши. Согласно (Пузаченко, 1998), наиболее вероятное значение экологической ниши данной градации считается наиболее устойчивым, отвечающим равновесному процессу изменения состояний явления по градиенту состояний фактора. Однако это допустимо при условии, когда распределение состояний явления в пределах ниши не отличается от нормального распределения, что на самом деле встречается достаточно редко (см. далее). В большинстве случаев экологические доминанты нельзя рассматривать как наиболее устойчивые состояния объектов.

Если обозначить в каждом векторе-столбце экологические доминанты символом "+", а "размытые" звенья ниши – знаком "•", то получим формализованную матрицу экологической ниши. Основную картину бинарной ординации в фазовом пространстве дает кривая, проведенная через экологические доминанты явления (см. рис. 4.4, 4.5, 4.6 и др.). Дополнительными (пунктирными) линиями соединяются границы экологических ниш, что позволяет отчетливо представить развертку объема (ширины) ниш (как числа реализованных позиций вектора-столбца) в пространстве изменений состояний фактора. Очевидно, чем шире ниша, тем более толерантно данное состояние явления к изменению состояний фактора и в этом смысле оно более устойчиво. И наоборот, более узкая ниша (в предельном случае состоящая из одного доминанта, без «размытых» частей) указывает на жесткую детерминацию данного состояния явления тем или иным фактором, т.е. на его высокую чувствительность к изменению этого фактора.

В процессе выполнения работ по теме настоящего проекта были разработаны новые подходы в содержательной интерпретации результатов информационно-статистического моделирования природных экосистем. Прежде всего, по матрице частных коэффициентов связи строились соответствующие графики, причем градации явления располагались в порядке роста, либо снижения их экологическим доминантов по градациям данного фактора. Через доминанты затем проводилась

огибающая кривая, дающая достаточно четкое представление о наиболее существенной тенденции изучаемой связи.

В векторе экологической ниши, который представлен столбцом в матрице частных коэффициентов связи (см. табл. 4.1, 4.2 и др.), нередкими были случаи, когда две доминирующие области разделялись одним промежутком с нулевой или незначительной вероятностью связи фактора и явления. В этих случаях, следуя правилам информационного анализа (Пузаченко, Скулкин, 1981), при построении графика траектории экологических доминантов явления в пространстве данного фактора кривая проводилась между этими областями доминирования, а все расстояние между ними относилось к «размытой» части ниши.

Многие структурные и функциональные характеристики лесных экосистем имеют не только сновную экологическую нишу по тому или иному фактору (с соответствующим экологическим доминантом и с «размытой» частью ниши), но и своего рода *анклав*, отделенный на графике частных коэффициентов связи от самой ниши не менее чем на одну градацию фактора. Появление анклавов свидетельствует о разрывах (дизъюнкциях) ареала данного объекта – весьма частом явлении в географии растений (Толмачев, 1974). Миграция видов и целых сообществ, осуществляющая эволюцию растительного покрова в целом, сопровождается, как правило, появлением разрывов их ареалов (Васильев, 1946). Следовательно, анклав свидетельствует о непрекращающихся миграционных процессах на данных участках растительного покрова, о динамичности слагающих их лесных образований. Каждый такой анклав можно рассматривать как трансгрессивную локализацию рассматриваемого явления при других значениях данного фактора, но под эффективным влиянием других факторов, создающих аналогичные условия существования явления. Для флористических фратрий, типов насаждений и типов леса это означает создание локальных условия местопроизрастания, сходных с основной экологической нишей.

Если принять доминирующую часть ниши той или иной характеристики лесного покрова (флористических фратрий, типов насаждений или типов леса) как соответствующую наиболее благоприятным, оптимальным условиям ее существования, то можно полагать, что местоположение каждого такого оптимума служит «очагом» пространственного распространения (трансгрессии) данной характеристики в направлении существующего анклава. Само же направление отклонения анклава от ниши рассматривается как вектор локализованной трансгрессии данного явления – его распространения от доминирующей области.

Обращалось также внимание на те ячейки бинарной ординации явления с фактором, в которых частный коэффициент связи $K_{ij} \leq 1$. Это *области спорадического распространения* данного явления по градиенту изменения рассматриваемого фактора, с нередким возникновением анклава, удаленного от основной ниши. Вероятности таких спорадических ячеек при широкой экологической нише (с тремя и более значимыми градациями фактора) составляют 10–20%, а при крайне узкой (когда почти вся ниша сосредоточена в своем доминанте) – до 30–40%.

По системе экологических ниш вычислялась *таксономическая норма* того или иного функционального признака для данного объекта. Для этого использовались центральные значения всех градаций фактора, а также матрица нормированных частных коэффициентов связи объекта, которые были введены в расчеты в качестве «весовых» коэффициентов. Норма, или иначе – средневзвешенное значение функционального признака, определялась как сумма произведений

центральных значений всех его градаций на «весовой» коэффициент, соответствующий данной градации явления (объекта). Таксономическая норма есть не что иное как функциональное среднее, по Л.Г. Раменскому (1971), основное свойство которого – взаимная сопряженность всех элементов явления в поле действия данного фактора.

3.5. Полисистемные модели. Второй аспект природно-территориальной организации описывают полисистемные модели. В наиболее общем виде эти модели основаны на представлениях о сходстве и различии между элементами конечного множества признаков, адекватного тому или иному состоянию экосистемы. Описывая природный комплекс как сложную систему, исследователь получает набор признаков, которые образуют, как правило, нечеткие, «размытые» (или «весовые») множества, где функция принадлежности меняется от 0 до 1, а не принимает жестко значений 0 или 1, как это имеет место в классических множествах. В настоящее время уже достаточно разработаны теория и методы анализа таких дескриптивных (описательных) множеств (Семкин, 1973; Odeh et al., 1992).

Нами использованы две меры бинарных отношений между элементами множеств: мера сходства и мера включения одного объекта в другой (Андреев, 1980; Коломыц, 1998). Оценивались бинарные отношения объектов (A, B, C и т.д.) по множеству параметров их структуры или функционирования, которые выступали в качестве их элементов. Если имеются два объекта A и B , состоящих из одного и того же n числа элементов соответственно a_i и b_i , имеющих определенные численные значения, то мера сходства $N(a_i, b_i)$ этих элементов, взятых попарно, а также меры включения $J(a_i; b_i)$ и $J(b_i; a_i)$ элемента a_i в b_i и – наоборот могут быть найдены из соотношений:

$$N_k(a_i, b_i) = \frac{2(a_i \wedge b_i)}{a_i + b_i} ; J_k(a_i; b_i) = \frac{a_i \wedge b_i}{a_i} ; J_k(b_i; a_i) = \frac{a_i \wedge b_i}{b_i} .$$

Здесь $a_i \wedge b_i$ - пересечение значений элементов, определяется как минимальное значение из двух элементов a_i и b_i . В общем случае $J(a_i; b_i) \neq J(b_i; a_i)$. Если обе эти меры превышают некоторое критическое значение $J_{\text{крит}}$ меры включения (определенный порог неразличимости, или банальности, – $Z_{\text{крит}}$), то можно говорить о толерантности элементов (объектов), т.е. об их относительном сходстве при данном $J_{\text{крит}}$ (Андреев, 1980). Для каждой пары A и B векторов экологических ниш, содержащих по n элементов (количественных признаков), расчет указанных мер бинарных отношений проводился по формулам:

$$N_k(A, B) = \frac{2 \sum \min(a_i, b_i)}{\sum a_i + \sum b_i} ; J(A; B) = \frac{\sum \min(a_i, b_i)}{\sum a_i} .$$

При вычислении меры $J(B; A)$ в знаменателе берется сумма b_i . По матрицам $N(A, B)$ и $J(A; B)$ строились соответствующие графы мер сходства и орграфы мер включения рассматриваемых объектов.

Далее были проведены несложные операции над матрицами мер включения, изложенные в работах (Андреев, 1980; Коломыц, 1998), с получением пересортированных единичных матриц смежности объектов. По этим матрицам создавались *структурные схемы доминирования* объектов, которые мы трактуем как обобщенные модели парциальных *полисистемных геоэкологических пространств*. Эти схемы построены при критическом значении $Z_{\text{крит}}$ меры включения, когда еще не нарушена непрерывная цепь пересечения экологических ниш и орграф сохраняет свою целостность. В системе отношений включения находились связи толерантности (взаимно однозначного соответствия), сильно- и слабосвязные объекты, а также

критические связи, исчезновение которых ведет к распаду всего орграфа отношений включения.

4. МОНОСИСТЕМНАЯ СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ

4.1. Генеральная схема организации. Основные закономерности моносистемной организации географической среды бореального экотона Приамурской субпацифики на субрегионально-топологическом уровне представлены в общей информационной модели ландшафтных связей (рис. 4.1). Эта модель характеризует равнинно-низкогорную систему межкомпонентных связей на бореальном экотоне в окраинно-материковом секторе Тихоокеанского мегаэкотона Евразии, с относительно молодой (мезозойской) орогенной морфоструктурой и с активным климатическим взаимодействием материка и океана муссонного типа. По отношению же к природным комплексам топологического уровня следует говорить о гораздо более молодом возрасте. Относительный возраст низкогорно-долинной морфоскульптуры, а также основных черт современного климата и флористической структуры растительного покрова на этой территории можно оценить в 4,5–5 тыс. лет, со времени окончания голоценового климатического оптимума, который сопоставляется как с бореальным периодом (Хотинский, 1977), так и с атлантическим (Короткий и др., 1999).

Следуя за холодным и сухим послеледниковым (предбореальным) этапом общего поднятия и развития глубинной эрозии, теплый и влажный голоценовый оптимум охарактеризовался опусканием территории, трансгрессией моря, преобладанием боковой эрозией над глубинной, с образованием уступа первой надпойменной террасы и возникновением современной поймы, с переработкой рыхлых отложений и развитием торфяников в речных долинах и озерных котловинах (Никольская, 1969). Наконец, в этот период началось чередование фаз кедрово-елово-широколиственных, кедрово-широколиственных и хвойно-широколиственных лесов с участием лиственницы (Короткий и др., 1999), которые и создали современный облик растительного покрова территории Нижнего Приамурья.

Для сравнения приведены также информационные модели двух экорегионов бореального экотона Волжского бассейна, находящихся в условиях длительного (начиная с докембрия) платформенного геотектонического режима Русской платформы (Мильков, Гвоздецкий, 1986), с «дряхлым» денудационно-аккумулятивным рельефом. Регионы входят в атлантико-континентальную лесную климатическую область (Алисов, 1956) и тяготеют к пассивной Атлантической окраине Евразийского материка (Райс, 1980; Хаин, 1983), с преобладающим вектором западного переноса воздушных масс.

Этими экорегионами являются (Коломыц, 2005, 2008): 1) памятник природы «Щелоковский Хутор» (рис. 4.2) на северо-западном форпосте пластово-моноклиальной Приволжской возвышенности («Дятловы Горы», окраина нагорной части Нижнего Новгорода); экорегион занимает эрозионно-денудационный останец (интервал высот 75–173 м абс.), сложенный пермскими мергелями, доломитами, глинами и песчаниками; находится у крайней северной границы неморально-лесной подзоны и занят широколиственными (дубовыми и кленово-липовыми) лесами на серых и светлосерых средне- и маломощных лессовидно-суглинистых почвах; 2) территория Приокско-Террасного биосферного заповедника (рис. 4.3) – пластовая низменная эрозионно-моренно-зандровая равнина по левобережью Средней

Оки (интервал высот 126–183 м абс.); расположена у южной границы подтаежной зоны и покрыта хвойными, широколиственными и смешанными лесами на дерново-подзолистых, дерновых альфегумусовых, аллювиальных светлогумусовых и местами торфяно-болотных песчаных почвах, подстилаемых известняками.

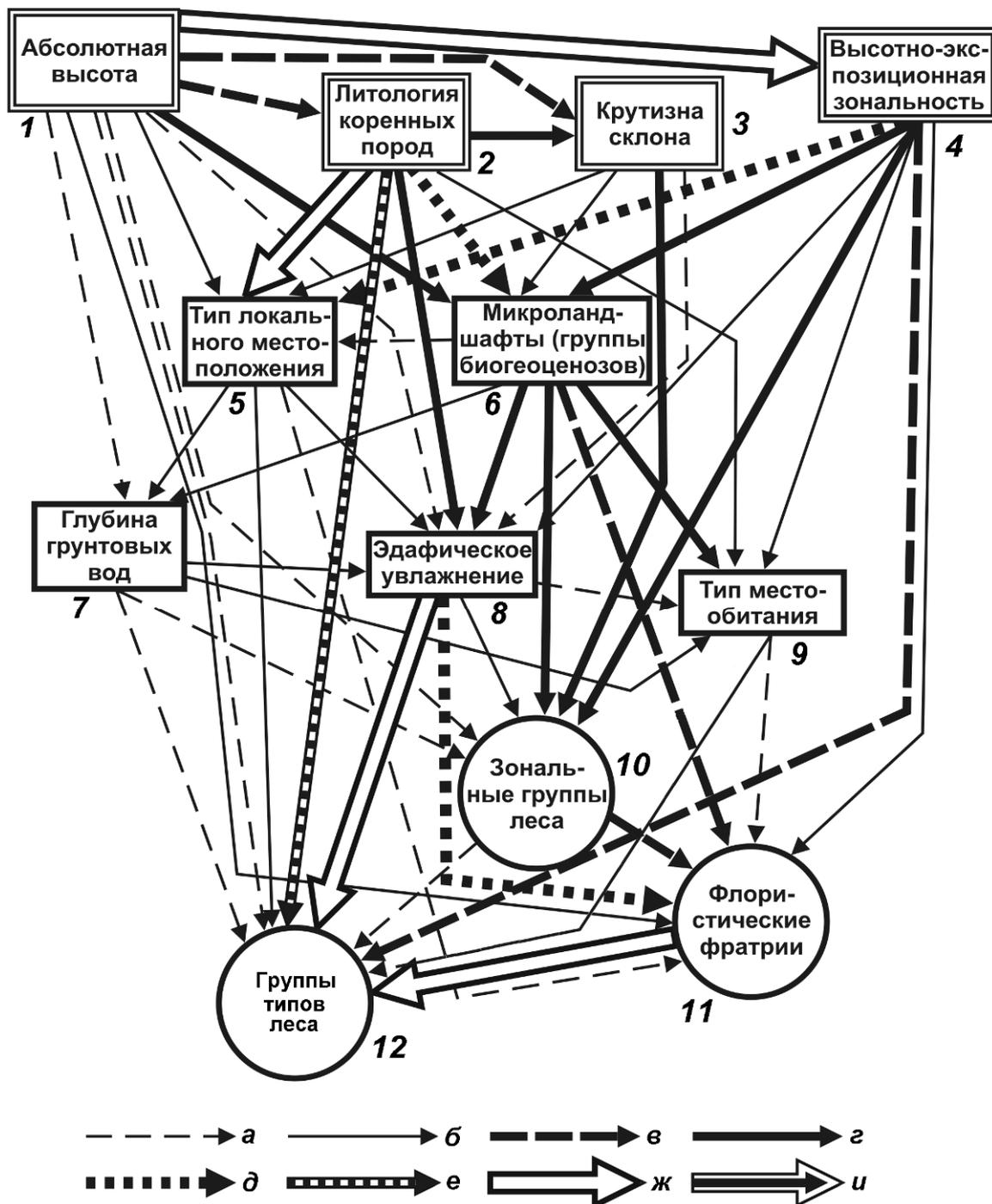


Рис. 4.1. Общая информационно-статистическая модель межкомпонентных связей в низкогорном экорегионе Нижнеамурского бореального экотона

Нормированные коэффициенты сопряженности (по: Пузаченко, Скулкин, 1981):
 $a - 0,101-0,130$; $b - 0,131-0,160$; $v - 0,161-0,190$; $z - 0,191-0,220$;
 $d - 0,221-0,250$; $e - 0,251-0,300$; $ж - 0,301-0,440$; $и - 0,440-0,720$

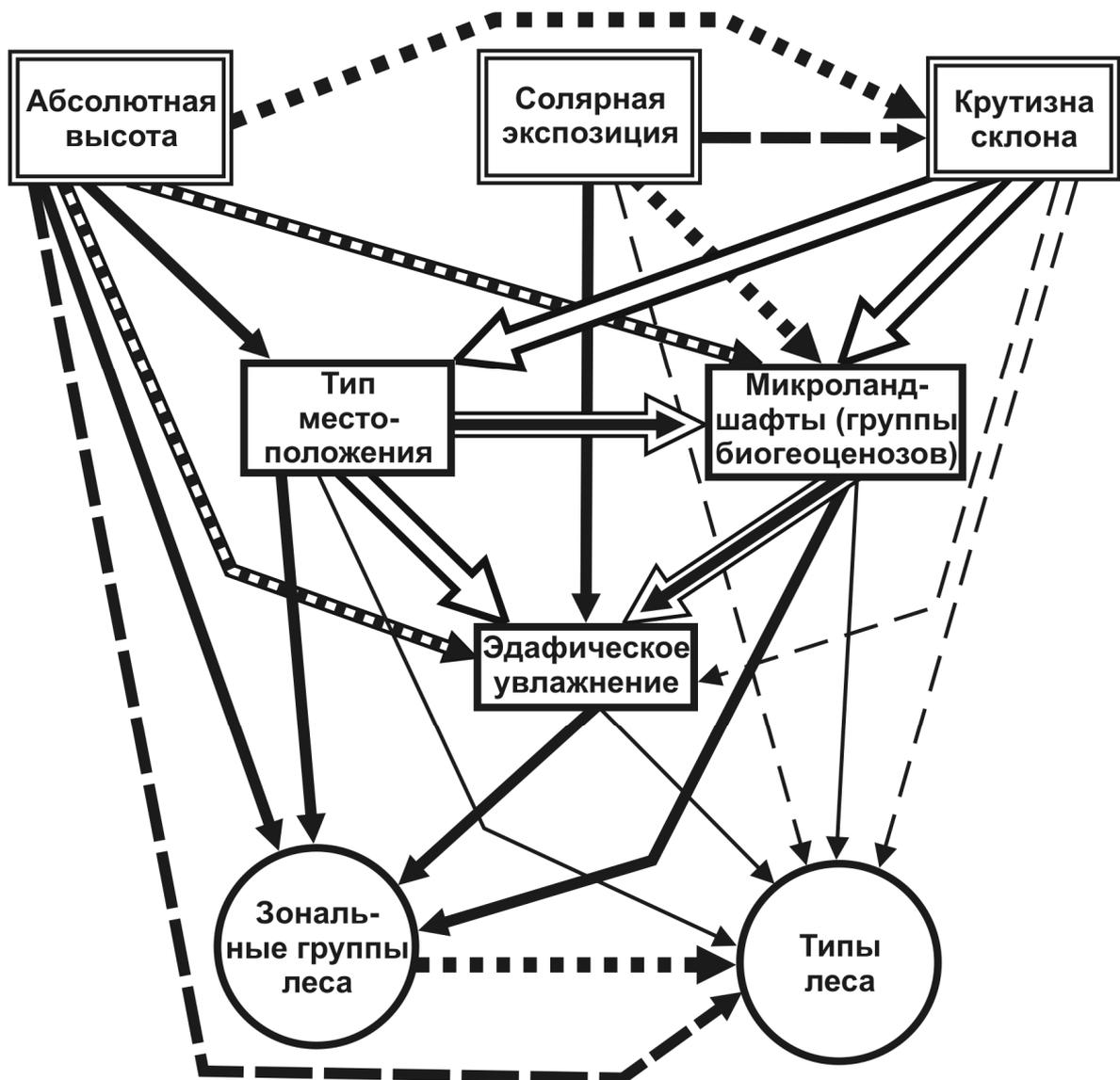


Рис. 4.2. Общая информационно-статистическая модель межкомпонентных связей в возвышенно-равнинном экорегионе Среднего Поволжья
Условные обозначения те же, что и на рис. 4.1

Все три представленные информационные модели являются по существу *моделями цепных реакций* в локальных ландшафтно-экологических системах рассматриваемых регионов. На моделях легко проследить основные направления передачи как внутренних, так и внешних сигналов, а также оценить относительные скорости их распространения по цепи межкомпонентных связей, используя для этого значения нормированного коэффициента сопряженности $K(A;B)$ явления A с фактором B (по: Пузаченко, Скулкин, 1981). Можно использовать также коэффициент приема информации явлением от фактора, согласно (А.Д. Арманд, 1975). В неявном виде оба эти коэффициента характеризуют ширину канала связи и соответствующую мощность (и скорость) цепной реакции в межкомпонентных связях.

На орграфах признаки расположены сверху вниз в четыре ряда (четыре эшелона) – в порядке уменьшения их роли как ландшафтообразующих эдификаторов и роста их индикационных свойств, т.е. в направлении от независимых переменных к частично зависимым и далее к наиболее зависимым признакам, согласно (Арманд, 1975). Таким образом, генеральные информационные модели отражают упорядоченную иерархию взаимовлияния природных компонентов.

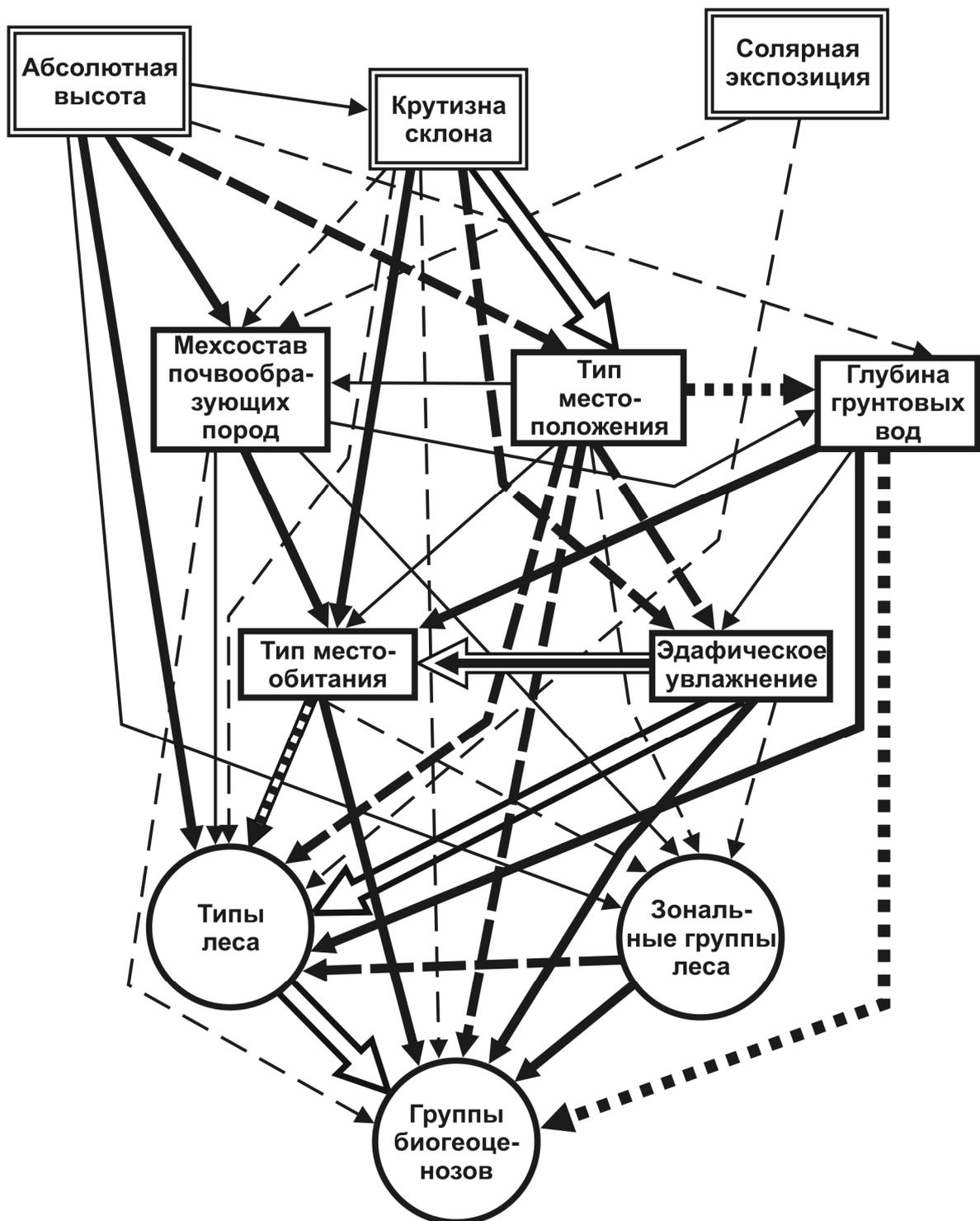


Рис. 4.3. Общая информационно-статистическая модель межкомпонентных связей в низменно-равнинном экорегионе Приокско-Террасного заповедника
Условные обозначения те же, что и на рис. 4.1

Систему локальных ландшафтных связей формирует первый эшелон, состоящий из четырех исходных и относительно независимых геолого-геоморфологических факторов: абсолютной высоты, высотно-экспозиционной, или дислокационной, по (Гарцман, 1971), зональности (см. ниже), литологии коренных пород и крутизны склона. Это морфолитогенная «память» системы, по В.Н. Солнцеву (1974), ее наиболее консервативная часть, создающая стабилизирующий механизм межкомпонентных связей. Литология коренных пород полигона достаточно разнообразна, чем и обусловлена эффективность ее ландшафтообразующего значе-

ния в мезозойской орогенной морфосистеме. Литология включает: 1) гранодиориты, диориты и диоритовые порфириты (ГДр); 2) конгломераты, брекчии, гравелиты (КБр); 3) алевриты, песчаники, глинистые сланцы (ПГс); 4) речные озерно-аллювиальные отложения – галечники, пески, глины (РОз).

Микроландшафты (как субрегиональные группы биогеоценозов) и типы локального местоположения (МП, геотопы) образуют второй эшелон частично зависимых геоморфологических переменных. Каждый из них представлен, как уже говорилось (см. главу 3), ландшафтным сопряжением (катеной), состоящим из четырех подразделений соответственно мезо- и микроместоположений. С местоположениями связан гидрологический режим почво-грунтов, входящий в обменно-транзитную часть гео(эко-)системы (Крауклис, 1979) и объединяющий их инертную и мобильную части в единое целое. Это третий эшелон межкомпонентных связей, включающий в данном случае глубину грунтовых вод ($Z_{ГВ}$), увлажнение эдафотопов, выраженное экологическими группами напочвенного покрова, по Л.Г. Раменскому (1971), а также типами местообитания, по шкале П.С. Погребняка (1968). Выделены следующие экологические группы травостоя: 1) МК (ксерофиты + ксеромезофиты); 2) КМ (мезофиты + ксеромезофиты); 3) мезофиты (М); 4) МГ (гигрофиты + мезогигрофиты); 5) гигрофиты (Г). Типы местообитаний (литогидроэдафотопы) даны как сочетание трофности почв (А – пески; В – супеси; С – легкие и средние суглинки; D – тяжелые суглинки и глины) и их влажности (1 – состояние сухое; 2 – свежее; 3 – влажное; 4 – сырое; 5 – мокрое).

Наконец, четвертый, заключительный эшелон признаков-индикаторов образуют зональные группы леса, флористические фратрии и группы типов леса. Выделяются четыре зональные группы, определяемые по флористическому составу травостоя: 1) бореальная; 2) неморально-бореальная; 3) смешанная бореальная + неморальная; 4) бореально-неморальная. Флористические фратрии и группы типов леса охарактеризованы выше (см. главу 2).

Аналогичную структуру имеют графовые информационные модели полигонов Волжского бассейна, приведенных для сравнительного анализа (см. рис. 4.2 и 4.3).

В целом моносистемная организация локальных природных комплексов низкорной Нижнеамурской субпацифики создается умеренными информационными связями ($K(A;B) = 0,160-0,220$)¹, начиная от четырех исходных абиотических факторов и кончая фитоценологическими характеристиками (см. рис. 4.1). Широко распространены также относительно низкие коэффициенты сопряженности ($\leq 0,130$), которые не только создают определенный информационный «шум» в канализированной системе доминирующих цепных реакций, но и делают эту систему более разнообразной. Этим полигон Нижнеамурской субпацифики явно отличается от полигонов внутриконтинентального экорегиона (Волжского бассейна), где во-первых, изреживается сама схема ландшафтных связей путем исчезновения связей слабых, а во вторых, – резко возрастает взаимная сопряженность промежуточных звеньев цепных реакций – типов местоположений и местообитаний, гидроэдафотопов и биогеоценозов ($K(A;B) = 0,674-0,722$). В большей мере такие закономерности свойственны возвышенным равнинам и в меньшей – низменностям.

¹ Заметим, что нормированный коэффициент сопряженности $K(A;B) = 0,19$ соответствует примерно коэффициенту корреляции, равному 0,7 (Пузаченко, Скулкин, 1981), а значения $K(A;B) \geq 0,07$ считаются значимыми (Коломыц, 1995).

Итак, моносистемные низкогорно-ландшафтные структуры окраинно-материкового мезозойского орогена характеризуются сравнительно густой сетью умеренных и слабых межкомпонентных связей. Существование множества почти равнозначных магистральных путей информационных взаимодействий, с основными и второстепенными каналами связей у большинства признаков и с наличием связей-дублеров, означает, во-первых, еще недостаточно развитую иерархическую структуру моносистемной ландшафтной организации, а во-вторых, – потенциальную возможность создания сходных (и даже аналогичных) фитоценологических образований при различных сочетаниях геолого-геоморфологических и гидроэдафических факторов. Это, как мы увидим в дальнейшем, приводит к существенному диффузному «размыву» и дроблению экологических ниш фитобиоты, нередко к появлению в нише нескольких экологических доминантов, к формированию множества анклавов, удаленных от основной ниши под влиянием локальных факторов, наконец, к возникновению смешанных (буферных) флорогенетических и лесотипологических образований.

Согласно известной концепции эволюции растительного покрова (Криштофович, 1946; Васильев, 1946), указанные признаки свидетельствуют о том, что данная *моносистемная ландшафтная структура бореального субпацифического типа* могла быть создана только происходившими в недавнем прошлом и продолжающимися ныне *миграционными биогеоценологическими процессами, которые и осуществляют эту эволюцию*. Необходимым условием проявления эволюционных процессов были и остаются резко выраженные сезонные гидротермические контрасты, связанные с муссонной циркуляцией воздушных масс.

Все отмеченные биосферные процессы, фиксируемые в дискретном виде на моделях частных коэффициентов связи (см. ниже) имеют два важных экологических следствия. Во-первых, они создали и продолжают воссоздавать известное флорогенетическое богатство и фитоценологическое разнообразие лесного растительного покрова равнинных и горных ландшафтов Приамурской субпацифики. Такое биоразнообразие, со смешением различных флор (от субтропических до умеренно холодолюбивых) существовало здесь начиная с дочетвертичного (палеоген-миоценового) времени (Худяков, 1972), когда климат, по-видимому, уже носил муссонный характер.

Во-вторых, сама сложная структура межкомпонентных связей, с наличием многочисленных связей-дублеров и с дроблением либо наоборот – генерализацией информационных сигналов на определенных этапах их прохождения, должна обеспечивать достаточно высокую устойчивость фитоценологических и ландшафтных структур при многолетних и сверхвековых колебаниях климата. Судя по известным палеогеографическим материалам (Короткий, 1972; Ахметьева, 1977; Короткий и др., 1999), такая их устойчивость в Приморье и Приамурье на протяжении плиоцен-четвертичного времени поддерживалась сравнительно слабыми климатическими колебаниями. Последние проявлялись главным образом в изменениях температур (январских, июльских и среднегодовых не более чем 8–13°) при отсутствии засушливых теплых эпох. В теплые климатические эпохи климат был достаточно влажным, что служило важным фактором сохранения смешанных маньчжурско-охотских флор. В холодные же и более аридные эпохи происходило смешение маньчжурской флоры с флорой ангаридской. Низкогорья и прилегающие к ним равнины Среднего Приамурья (в районе Комсомольского заповедника) в эпоху ресс-вюрмского климатического оптимума плейстоцена (130–75 тыс. л.н.) были

покрыты кедрово-широколиственными лесами, а в климатический минимум позднего вюрма (20–18 тыс. л.н.) – редкостойными лиственничниками и березняками, при отсутствии перигляциальных тундр и лесотундр (Короткий и др., 1999). По аналогии с четвертичной палеогеографией Берингии (Юрцев, 1974) можно полагать, что смешение маньчжурских и охотских флор происходило в теплые климатические эпохи с морскими трансгрессиями, а маньчжурских и ангаридских – в эпохи похолодания с регрессией моря. Этому процессу способствовало периодическое ослабление температурных градиентов; в первом случае широтно-зональных, а во втором – долготно-секторных.

С переходом от Тихоокеанского мегаэктона к равнинным территориям Русской равнины, прошедшим весьма значительный путь субэкрального развития, прослеживаются, как уже говорилось, распад наиболее слабых связей и резкое усиление связей наиболее значимых. Это имеет три важных следствия. Во-первых, сформировалась более развитая иерархическая структура моносистемной ландшафтной организации, которая стала более четко эшелонированной, со снижением информационного «шума» по основным каналам связей и с усилением роли промежуточных узлов-ретрансляторов. Во-вторых, повысилась жесткость взаимной детерминации геоморфологических и гидроэдафических признаков, с сокращением и даже исчезновением связей-дублеров. В-третьих, произошло сужение экологических ниш признаков-индикаторов (типов леса и биогеоценозов), с более четким выражением их доминирующих областей.

Как результат всех этих процессов мы имеем, во-первых, уменьшение био- и георазнообразия внутриматериковых природных комплексов, а во-вторых, – возможное снижение их потенциальной устойчивости к глобальным климатическим изменениям. Доказательством последнего служит известная экстраординарная динамика климата и растительного покрова Русской равнины в плейстоцене и голоцене (Герасимов, Величко, 1982; Velichko et al., 1991). Если в кульминационную фазу микулинского межледниковья (около 120 тыс. л.н.) на территории Среднего и Верхнего Поволжья произрастали смешанные елово-широколиственные леса, то в эпоху среднечетвертичного оледенения регион был полностью покрыт ледником, а в эпоху последнего, валдайского оледенения (35–24 тыс. л.н.) здесь господствовали лесотундра и перигляциальная (мерзлотная) и лесостепь. Размах колебаний среднеянварской температуры между экстремальными климатическими эпохами составлял 22–26°, а годовой суммы осадков – 300–400 мм (Величко и др., 1999).

Интересно сравнить все три рассматриваемых полигона по осредненной величине нормированного коэффициента межкомпонентой сопряженности. В Комсомольском заповеднике среднее значение параметра $K(A;B) = 0,163$, в Щелоковском Хуторе – 0,240, а в Приокско-Террасном заповеднике – 0,162. Эти данные показывают, что приведенное выше заключение об общем повышении жесткости геоконпонентных связей с переходом от низкогорно-равнинной субпацифики к внутриплатформенным районам следует относить главным образом к возвышенно-равнинным (полугорным) территориям, которые сохранили наиболее древние геоморфологические черты субэкрального развития. Литогенная основа ландшафтов северного форпоста Приволжской возвышенности, куда относится полигон Щелоковский Хутор, имеет нижнеплейстоценовый возраст – около 1 млн лет (Монин, Шишков, 1979). Здесь как раз и наблюдается сокращение самого набора значимых признаков второго и третьего эшелонов по сравнению с экорегионом Нижнеармурской субпацифики.

В то же время возраст водноледниковых и древнеаллювиальных низменных равнины левобережья Средней Оки (с Приокско-Террасным заповедником) составляет не более 125 тыс. лет, что в 2–4 раза меньше возраста соседних эрозионно-денудационных возвышенностей (Коломыц и др., 1995). На гораздо более молодых низменных равнинах усиливается роль некоторых прежних признаков-ретрансляторов и появляются новые признаки, благодаря чему сеть информационных связей остается достаточно густой и осредненные значения $K(A;B)$ могут оказаться на том же уровне, как и в низкогорно-долинной субпацфике. Это, со своей стороны, позволяет утверждать, что общий уровень низкогорно-равнинной ландшафтной организации в эпигеосинклинальном орогене Нижнего Приамурья уже весьма близок к уровню этой организации на низменных эрозионно-аккумулятивных равнинах Русской равнины. Усиление контрастов в моносистемных ландшафообразующих структурах относится только к возвышенно-равнинным (полугорным) эрозионно-денудационным территориям. Можно полагать, что с переходом от морфотектонического режима низкогорно-равнинной субпацфики к внутриконтинентальному режиму происходит раздвоение прежде единой траектории фитоценологического и ландшафтного развития на две ветви – низменно-равнинной и возвышенно-низкогорной.

4.2. Основные каналы межкомпонентных связей

4.2.1. Система абиотических факторов. Рассмотрим более подробно генеральную информационную модель моносистемной ландшафтной организации Нижнеамурской субпацфики. Прежде всего, подтверждается (Исаченко, 1965; Мильков, 1981), что в условиях низкогорья абсолютная высота сама по себе не играет определяющей биоклиматической роли: высотно-поясной фактор здесь слабо проявляется в распределении флористических фратрий и типов леса (см. далее рис. 4.7, А, Б). Гораздо эффективнее выражены высотно-экспозиционная зональность, с совмещенным воздействием циркуляционной и солярной экспозиции (см. ниже), а также литология коренных пород (частично влияет также крутизна склонов). Значения параметра $K(A;B)$ здесь составляют до 0,239–0,247, а связь типов локальных местоположений с литологией достигают 0,414. Более того, в условиях относительно молодой горной страны, с достаточно большим морфо- и литоразнообразием, и обостренных циркуляционных климатообразующих процессов, отчетливо прослеживается прямое воздействие этих двух абиотических факторов, минуя промежуточные преобразователи, на фитоценологическую структуру лесного покрова, представленную в данном случае зональными группами и типами леса (параметр $K(A;B)$ равен соответственно 0,181–0,196 и 0,270).

Характерно также, что два промежуточных признака: тип локального местоположения (геотоп) и глубина грунтовых вод ($Z_{ГВ}$), – находятся в стороне от магистральной сети цепных реакций. При этом тип локального местоположения в данных морфотектонических условиях оказывается своего рода тупиком структурных информационных потоков и поэтому не может рассматриваться, как это принято в традиционном ландшафтоведении (Исаченко, 1965; Сочава, 1974; Крауклис, 1979; Н.А. Солнцев, 2001 и др.), в качестве руководящего фактора пространственной организации гео(эко-)систем топологической размерности. В условиях же «дряхлого» денудационно-аккумулятивного рельефа древней платформы геотоп оказывается одним из важнейших узлов информационных связей (см. рис. 4.2 и 4.3), причем при переходе от возвышенных равнин к низменностям его ландшафообразующее значение существенно возрастает, что и отвечает известным канонам ландшафто-

высокотравные и хвощово-мелкотравные; к $\Gamma^{та}$ и $\Gamma^а$ – хвощово-зеленомошные с мелкотравьем; к $Сп\Gamma^а$ эдафотопам – ельники с примесью кедра хвощово-сфагновые. Таким образом, в условиях «дряхлого» остаточного-денудационного низкогорного рельефа и однородной литологии коренных пород типы локальных местоположений через посредство своих лито-гидроэдафотопов предопределяют всю векторную латеральную структуру надфациальных природных комплексов – урочищ, местностей и ландшафтов.

Таблица 4.1

Дифференциация эдафотопов по типам местоположений
(экспликация к рис. 4.4)

Эдафотоп	Типы местоположений (см. в тексте)				
	Э	ТЭ	ТА	А	Saq
литоморфный	Л ^р	Л ^{тэ}			
сублитоморфный	СЛ ^р	СЛ ^{тэ}	СЛ ^{та}		
мезоморфный		М ^{тэ}	М ^{та}		
субгидроморфный			СГ ^{та}	СГ ^а	
гидроморфный			Г ^{та}	Г ^а	
супергидроморфный				СпГ ^а	СпГ ^с

4.2.3. Прямодействующие экологические факторы. Вернемся к информационной модели Нижнеамурского низкогорья. Здесь выделяются два основных *промежуточных информационных узла*: микроландшафты и эдафическое увлажнение, представленные экологическими группами напочвенного покрова (см. рис. 4.1). Первый узел «размножает» информационные сигналы в направлении третьего и четвертого эшелонов (эффект многозначного воздействия), а второй – существенно сокращает их (эффект избирательности потоков информации), но одновременно резко усиливает выборочный интегрированный сигнал – в направлениях к типу леса ($K(A;B) = 0,331$) и флористическим фратриям ($K(A;B) = 0,241$). Аналогичное усиление интегрированного сигнала (до $K(A;B) = 0,313$). происходит в бинарной связке типов леса с флористическими фратриями.

Отметим три важные статистических закономерности в системе межкомпонентных связей на Нижнеамурском бореальном экотоне. Во-первых, типы леса являются весьма автономными (слабо зависимыми) категориями по отношению к его зональным группам, что резко отличает данную модель от моделей бореального экотона Волжского бассейна. В низкогорном Нижнем Приамурье несравненно более существенный фитоценологический эффект оказывают два фактора – эдафическое увлажнение и состав флор. Они затушевывают прямое влияние географической зональности на структуру леса, производят территориальное дробление его зональных группировок по микроландшафтам и гидроэдафотопам.

Во-вторых, тип местообитания, в его традиционном представлении как сочетание трофности и влажности почв (Погребняк, 1963), здесь не оказывает такого значительного влияния на типы леса ($K(A;B) = 0,166$), которое имеет место в платформенных условиях Русской равнины ($K(A;B) = 0,304$). Гораздо более весомым, как уже говорилось, является прямое воздействие исходных оро-климатических факторов (литогенных и дислокационно-зональных) и связанных с ними микроландшафтов на флорогенетическую и ценогенетическую структуру лесов.

В-третьих, эдафическое увлажнение, в отличие от сравниваемых экорегионов Волжского бассейна, достаточно слабо связано с глубиной залегания грунтовых вод и с локальным типом местоположения ($K(A;B) = 0,137$ и $0,149$ соответственно).

Оно также гораздо сильнее, и причем напрямую, зависит от геолого-геоморфологических факторов ($K(A;B) = 0,211-0,218$).

Все описанное является важной отличительной особенностью моносистемной организации относительно молодых низкогорных ландшафтов на Приамурском бореальном экотоне Нижнемурской субпацфики. Слабо выраженная эшелонированность межкомпонентных связей и неупорядоченная соподчиненность геокомпонентных признаков свидетельствуют о недостаточном еще развитии иерархической системы ландшафтной организации, которая является, как известно (Пузаченко, 1986), одним из важнейших признаков устойчивости гео(эко-)систем.

Таким образом, представленная информационная модель моносистемной организации равнинно-низкогорных субрегиональных и локальных гео(эко-)систем Нижнеамурской субпацфики характеризует наиболее общие закономерности формирования фитоценологических и ландшафтных структур в условиях эпигеосинклинального орогена мезозойского возраста и бореального биоклиматического экотона. Вскрыты причинные механизмы возникновения известного флорогенетического богатства и фитоценологического разнообразия лесного покрова, которое свойственно окраинно-материковой суше Юга Дальнего Востока. Более детальные механизмы этих биосферных процессов будут раскрыты с помощью дискретных парциальных моделей бинарной ординации геокомпонентных признаков.

4.3. Высотно-экспозиционная зональность и формирование буферных лесных сообществ. Важнейшими региональными свойствами географической среды являются широтная и долготно-секторная биоклиматическая зональность на равнине и родственная ей по механизмам формирования высотная поясность в горах (Докучаев, 1948; Гвоздецкий, 1963; Исаченко, 1965; Григорьев, 1966; Мильков, 1981 и др.). В горных странах зональность проявляется гораздо разнообразнее, чем на равнинах, что отразилось в дальнейшем развитии докучаевской теории географической зональности (Гарцман, 1971). Показано, что суперпозиция двух начал региональной дифференциации горной территории: морфотектонического и макроклиматического, – предопределяет целый спектр зональных явлений: широтного, высотного, продольно- и экспозиционно-циркуляционного, барьерного, соляно-экспозиционного. Сочетаясь, они дают сложные формы так называемой *дислокационной зональности*. В этой концепции зональность тесно связывается с понятием вектора (градиента) и определяется как закономерная, упорядоченная в пространстве направленность изменений свойств природных комплексов в целом и их отдельных компонентов. Наличие градиента в распределении геокомпонентного признака свидетельствует о зональном характере этого распределения.

Проследим, насколько проявляется дислокационная зональность в низкогорьях Приамурского бореального экотона. В качестве локальных фитоценологических индикаторов этой зональности будут выступать флористические фратрии и типы леса, а комплексным субрегиональным индикатором станут микроландшафты Комсомольского заповедника. С этой целью представим ороклиматическую систему данной территории как суперпозицию двух ведущих в условиях гор абиотических факторов – абсолютной высоты (А) и экспозиции склонов (В). По выборке наших пробных площадей выделяются три высотные полосы (и соответственно три градации этого фактора): A_1 – 20–110 м абс., A_2 – 110 – 310 м и A_3 – 310 – 680 м. В первую полосу входят равнинные и предгорные территории (долины рек Горин, Улами, Бутурлина и др.), а также нижние участки горных склонов, во вторую – средняя, основная часть склонов и вершин мелких сопков (г. Горин, г. Острая и др.),

в третью - привершинные склоны и гребни наиболее высоких хребтов (Хоран-Дуан, г. Чокетты, г. Серголь, г. Гольдакина).

В соответствии с основными процессами климатообразования на Приамурской части Дальнего Востока (Витвицкий, 1969) все горные склоны модельной территории разделены на две противоположные экспозиционной категории, которые по существу совмещают в себе циркуляционную и солярную экспозиции. Первую категорию B_1 образуют склоны СЗ–С–СВ–В ориентации, которые не только находятся под наибольшим воздействием ветров зимнего континентального муссона, с его суровыми и малоснежными погодами, но и будучи тенивыми, испытывают дополнительно сильное охлаждающее и иссушающее влияние охотоморского антициклона в вегетационный период. Это наиболее холодные и наименее увлажненные местообитания в каждой высотной полосе. Во вторую категорию B_2 входят ЮВ–Ю–ЮЗ–З склоны. Они, во-первых, в большей или меньшей мере солнцепечные, во-вторых, – подветренные по отношению к зимнему муссону и, в-третьих, – орошаемые циклонами, идущими из Северо-Восточного Китая и прилегающих дальневосточных морей. Здесь формируются соответственно наиболее теплые и влажные местообитания. Отдельно выделяются субгоризонтальные поверхности B_0 , приуроченные главным образом к предгорным равнинам и долинам малых рек (A_4), где роль солярной экспозиции нивелируется и одновременно обостряется отрицательное влияние зимних климатических инверсий.

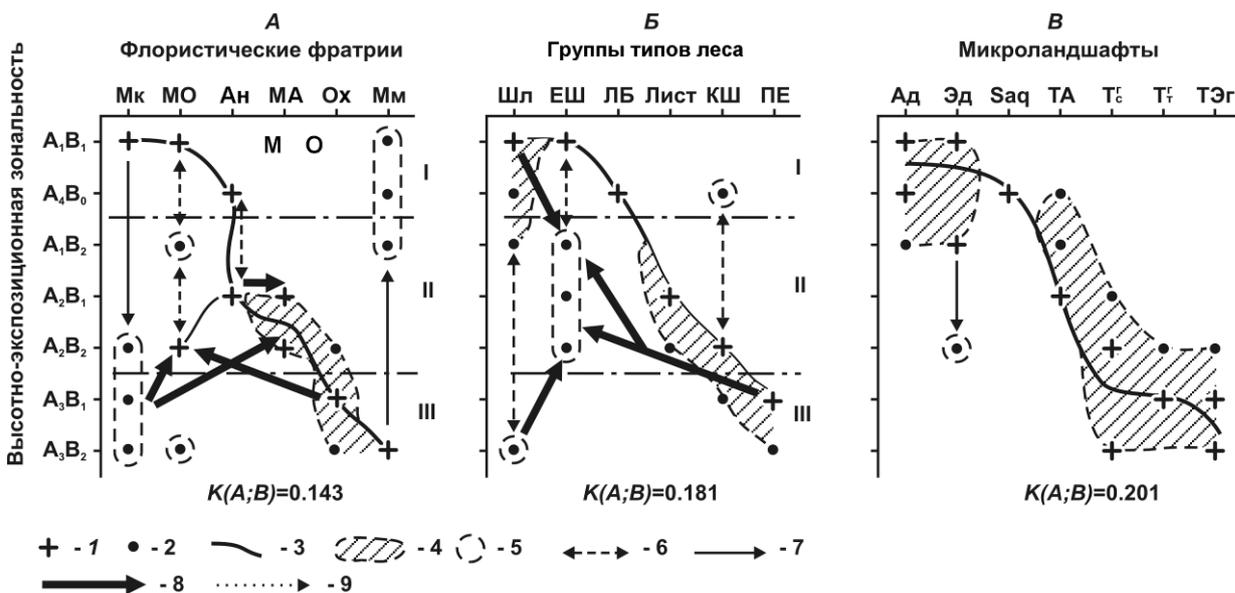


Рис. 4.5. Бинарная ординация флористических фратрий, типов леса и микроландшафтов по фактору высотно-экспозиционной зональности

Условные обозначения: 1 – экологический доминант; 2 – «размытая» часть экологической ниши; 3 – траектория, соединяющая экологические доминанты; 4 - пространство экологической ниши; 5 – анклав; 6 – высотный интервал дробления экологических доминантов; 7 – направление возможной трансгрессии данного явления от его экологического доминанта; 8 – направление трансгрессии базовых фратрий (или групп типов леса), с их взаимным смещением и образованием буферных фратрий (групп типов леса); 9 – область спорадического распространения явления в пределах данных градаций фактора. I, II и III – соответственно верхняя, средняя и нижняя высотные полосы низкогорья

Бинарная ординация указанных фитоценологических и ландшафтных индикаторов по фактору дислокационной зональности (рис. 4.5), с достаточно высокими коэффициентами сопряженности, убедительно свидетельствует о том, что в усло-

виях муссонно-континентального климата высотная биоклиматическая поясность низкогорья проявляется весьма избирательно и в целом существенно нарушается экспозиционными контрастами. Такие контрасты считаются характерными для горных стран с более континентальным климатом (Центральный и Восточный Кавказ, Тянь-Шань, Восточное Забайкалье и др.), поэтому климат Приморья и Приамурья принято считать муссонно-континентальным. Преломление высотной поясности комплексным фактором циркуляционно-солярной экспозиции обусловлено, как можно полагать, двойственностью самой региональной биоклиматической системы Юга Дальнего Востока. Эта двойственность состоит в соразмерном выражении широтной зональности субокеанического типа (широколиственные леса – смешанные леса – темнохвойные леса) и долготной секторности восточного окраинно-материкового типа. Роль секторности проявляется, прежде всего, во внедрении по долинах рек и СЗ–С–СВ–В горным склонам средней полосы низкогорья соответственно равнинных и горных лиственных лесов – представителей мерзлотно-таежной ангаридской флоры. В этой же полосе и на склонах этих же экспозиций в результате смешения последней с ксерофильной маньчжурской флорой возникли сложные лиственные леса, с участием широколиственных пород, относящиеся уже к буферной маньчжурско-ангаридской фратрии.

Отсутствует также однозначная высотно-поясная приуроченность самих маньчжурских флористических фратрий как основных фитоценологических представителей Приморско-Приамурской субпацфики. Широколиственные и кедрово-широколиственные леса встречаются почти по всему высотному профилю низкогорья (хотя бы даже спорадически) и к тому же имеют два экологических доминанта: 1) ксерофитный вариант на равнинах и в предгорьях и 2) вариант мезофитный – на южных и юго-западных склонах в верхней полосе хребтов. В этой же полосе, но на склонах северо-восточной экспозиции появляется доминирующая область пихто-ельников – следующего по высоте типа леса, представленного охотской флорой.

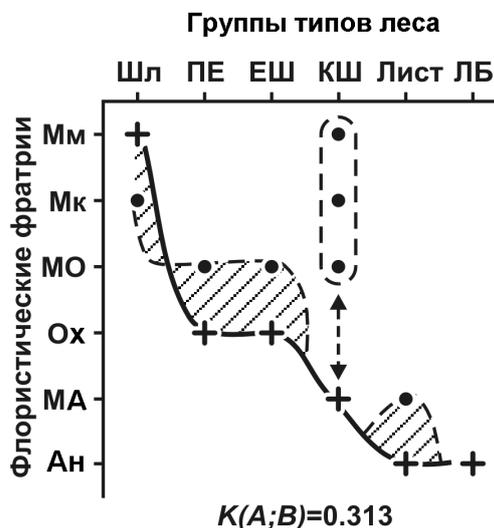


Рис. 4.6. Бинарная ординация групп типов леса по флористическим фратриям

Условные обозначения те же, что и на рис. 4.5.

Как видим, высотная поясность здесь хотя и начинает проявляться, но весьма избирательно – по склонам наиболее благоприятной для этого экспозиции, в соответствии с известным «правилом ландшафтного предварения» Вальтера-Алехина (цит. по: Мильков, 1981).

Трансгрессия по солнцепечным склонам с верхних склонов гор в среднюю полосу Мк и Ох флор и их смешение привело к формированию елово-широколиственных лесов. Однако леса этой же буферной фратрии столь же широко распространены в предгорьях, с анклавом на южных склонах нижнего пояса гор. Характерным экологическим следствием дислокационной географической зональности в низкогорьях Приамурской субпацфики является взаимопроникновение представителей различных флор в те или иные типы леса избирательно по высотным полосам и экспозициям склонов. Сочетания абсолютной высоты и солярно-циркуляционной экспозиции созда-

ются в результате сложного взаимодействия флористических фратрий, что приводит к формированию смешанных флористических фратрий. В результате этого происходит смешение флористических фратрий, что приводит к формированию смешанных флористических фратрий. В результате этого происходит смешение флористических фратрий, что приводит к формированию смешанных флористических фратрий.

ло определенные местообитания по «экологическим коридорам» для *миграционных потоков* фитобиоты и *отбора* новых растительных сообществ – основных процессов эволюционных преобразований лесного покрова Юга Дальнего Востока, согласно концепции (Комаров, 1897; Васильев, 1946; Криштофовия, 1946). Корреляция групп типов леса с образующими их флористическими фратриями исключительно высока (мера $K(A;B) = 0,313$), и это свидетельствует об оро-климатически предопределенной устойчивости флорогенеза, создающего тот или иной тип леса. Устойчивость флорогенеза подтверждается также тем, что экологические ниши флористических фратрий и групп типов леса в пространстве дислокационной зональности (см. рис. 4.5, *A* и *B*) весьма дискретны. Они «размыты» очень мало и представлены главным образом своими доминирующими областями и многочисленными анклавами. Произошло территориальная дифференциация лесообразовательного процесса по элементам достаточно сложной дислокационной зональности, с формированием соответствующих фитоценологических структур. В этом кроется, по-видимому, один из механизмов возникновения известного флористического богатства и видовой насыщенности лесов Приморско-Приамурской субпацфики.

Таблица 4.2

Распределение групп типов леса по флористическим фратриям
(нормированные частные коэффициенты связи, $K(A,B) = 0,313$)

Группы типов леса	Флористические фратрии					
	Мм	Мк	МО	Ох	МА	Ан
Шл	0,71	0,67				
КШ	0,29	0,33	0,22		0,35	
ЕШ			0,40	0,44	0,21	
ПЕ			0,38	0,56		
Лист					0,45	0,34
ЛБ						0,59

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.

Рассмотрим закономерности участия представителей базовых и буферных (переходных) флор в группах типов леса Комсомольского заповедника (рис. 4.6, табл. 4.2). Широколиственные леса состоят преимущественно (в древостое до 80–100%) из видов маньчжурской флоры, причем в равной степени как Мм, так и Мк типов (соответственно на 52% и 48%). Этого нельзя сказать о кедрово-широколиственных лесах, которые наиболее богаты по флористическому составу древостоя и подлеска. В них примерно в равной мере присутствуют как Мм и Мк лесные сообщества (соответственно 21% и 25%), так и леса, переходные к охотской флоре, с участием пихтово-еловых древостоев до 15%. Однако парциальными доминантами (с вероятностью до 32%) здесь оказываются буферные МА ассоциации, в древостое которых не менее 30% занимает лиственница даурская и Каяндера (область доминирования – 55–80%). В напочвенном покрове маньчжурских мезофитных лесов так же присутствуют в равной мере как неморальные, так и бореальные виды. Преобладание неморальных видов прослеживается только в лесах Мк фратрии. Таким образом, налицо существенное внедрение представителей континентальной ангаридской флоры (прежде всего лиственницы) и субокеанических аянских темнохвойных лесов в северные кедровники Нижнего Приамурья. Это характерный признак флорогенетической структуры основной зональной лесной формации Приамурского бореального экотона.

С другой стороны, лиственничники, будучи «законными» представителями ангаридской флористической фратрии, имеют еще более значительную (до 43%) примесь буферных МА сообществ, со смещением бореальных и неморальных видов в напочвенном покрове. Маньчжурско-ангаридская флора встречается и в лесах охотской флоры, т.е. лиственничники трансгрессировали (на 20%) также в эти смешанные леса Нижнего Приамурья.

Кедрово-широколиственные леса оказываются более влажными (мезофильными), чем широколиственные (мезо-ксерофильные, с дубом). Поэтому формирование буферных маньчжурско-охотских лесных сообществ происходит при смешении выходцев из аянских пихто-ельников с представителями именно кедровников как более близких к ним по общему уровню гумидности. Этот лесообразовательный процесс, связанный с широко известным явлением замещения кедром корейского елью аянской (Колесников, 1956), приводит к тому, что елово-широколиственные леса имеют две равноценные флористические доминирующие области. В одних случаях они остаются как буферный маньчжурско-охотский тип, а в других – переходят в разряд базовой охотской фратрии.

4.4. Парциальная лесоэкологическая роль абсолютной высоты и солярной экспозиции

4.4.1. Высотная дифференциация лесных ареалов. Как известно (Мильков, 1981), в низкогорьях уже проявляются признаки *высотной биоклиматической поясности*, однако эта картина существенно нарушается другими морфоклиматическими факторами субрегионального и локального порядка – прежде всего, циркуляционной и солярной экспозицией склонов (см. выше), а также барьерными эффектами и климатической инверсией в условиях горно-долинного рельефа. Фито-экологическое и ландшафтообразующее влияние этих факторов вполне отчетливо проявляется на территории заповедника, что отражено в общей тесноте информационных связей лесного покрова с различными геоморфологическими характеристиками. Если мера сопряженности $K(A;B)$ флористических фратрий и типов леса с абсолютной высотой равна соответственно 0,126 и 0,102, то по солярной экспозиции склонов она оказывается еще выше – 0,174 и 0,157. Существенную роль играют также крутизна склона ($K(A;B) = 0,116–0,118$) и литологический состав коренных пород ($K(A;B)$ равен соответственно 0,117 и 0,270).

Большинство флористических фратрий имеют как основную, так и второстепенную экологические ниши, либо определенные анклавы по фактору абсолютной высоты. Хотя экологические доминанты выражены достаточно четко (с вероятностью до 40–45%), сами флористические ниши весьма «размыты» (рис. 4.7, А), что указывает на существенное «растекание» базовых и буферных лесных флор от своих очагов под влиянием локальных геоморфологических факторов, которые способны обеспечить им повышенную устойчивость к фоновым климатическим сигналам. Вместе с тем, группы типов леса имеют весьма суженные экологические ниши, часто вообще без «размытой» части (рис. 4.7, Б). Это свидетельствует об уже устоявшейся высотной дифференциации типов леса, но одновременно – о повышенной их чувствительности к климатическим колебаниям.

Мезофильные маньчжурские леса имеют две достаточно оторванных друг от друга группы ареалов: 1) на равнинах и в предгорьях (абс. высоты 80–110 м) и 2) в средней полосе низкогорных хребтов на отметках 300–450 м. В первом случае это почти на 80% чисто широколиственные леса, которые приурочены к хорошо и избыточно увлажненным супераквальным локальным местоположениям на надпой-

менных террасах Амура и днищах малых речных долин, с уклонами не более 5°. Вторую группу Мм ареалов образуют кедрово-широколиственные леса, занимающие главным образом элювиальные и трансэлювиальные местоположения на гребнях хребтов и привершинных солнцепечных и нейтральных склонах (рис. 4.8, А) наиболее высокой крутизны (до 20° и более). Данный факт подчеркивает известное положение о том (Колесников, 1956), что кедровники юга Дальнего Востока – это, прежде всего, горные леса. Не подтверждается также утверждение (Nakamura, Krestov, 2005) о приуроченности северных кедровников преимущественно к средним местоположениям на катенах.

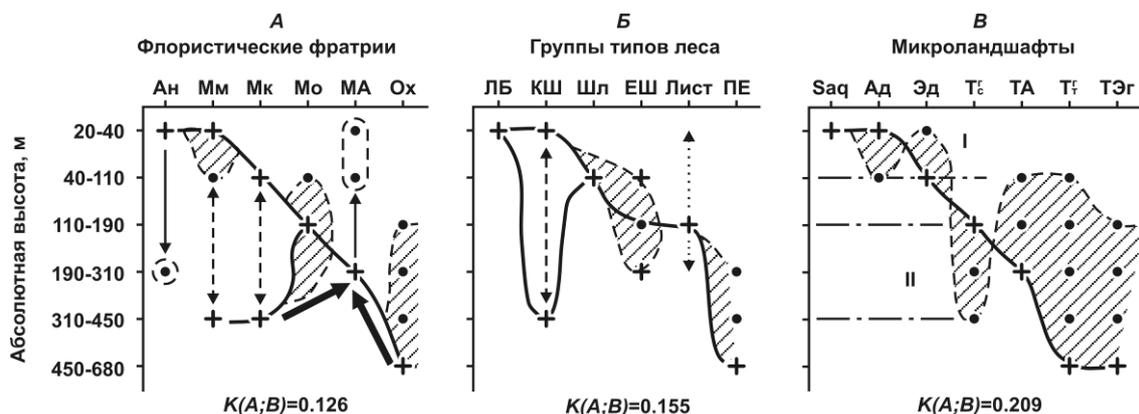


Рис. 4.7. Бинарная ординация флористических фратрий, групп типов леса и микроландшафтов по фактору абсолютной высоты
Условные обозначение те же, что и на рис. 4.5

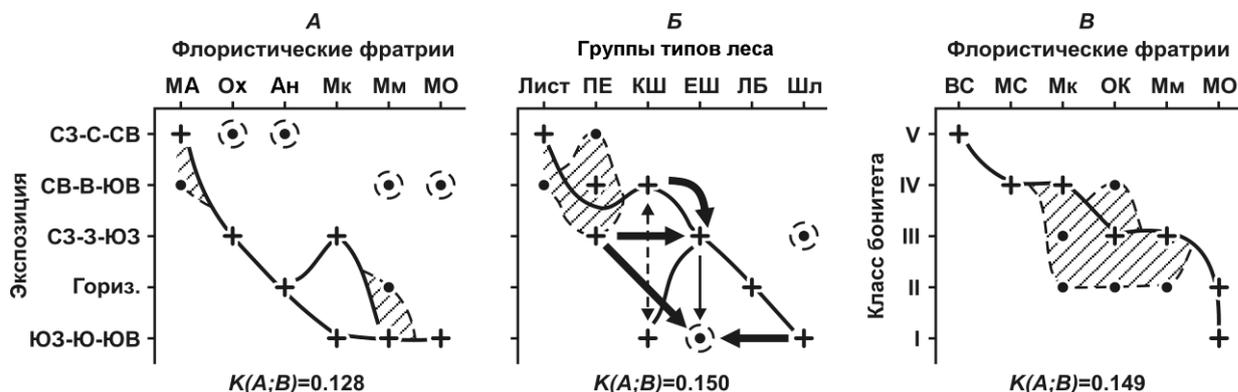


Рис. 4.8. Бинарная ординация флористических фратрий и групп типов леса по фактору экспозиции склона и по классам бонитета
Условные обозначение те же, что и на рис. 4.5

На предгорных равнинах и в речных долинах (до абс. высот 40–50 м) спорадически распространены также леса ангаридской флоры – лиственничники (см. рис. 4.7 Б), резко контрастирующей по своим эколого-физиологическим характеристикам с лесами маньчжурских флор. Встречаемость экологических доминантов каждой из этих флор составляет около 35%. Как видим, арена локальных контактов основных фитоценологических представителей субпацифики и палеопацифики приурочена на Приамурском бореальном экотоне к низменным равнинам и предгорьям, причем оба они встречаются преимущественно на субгоризонтальных поверхностях – плакорах. На горных склонах их экологические доминанты разнесены по разным солярным экспозициям: солнцепечной и нейтральной для широколиственных лесов маньчжурской мезофитной флористической фратрии и теневой – для лиственничников фратрии ангаридской (см. рис. 4.8, А, Б).

Маньчжурские ксерофитные леса (кедрово-широколиственные с дубом) имеют так же две четко выраженные высотные доминирующие области. Первая (с вероятностью около 40%) приходится на нижнюю полосу низкогорий (на отметки 40–110 м) и приурочена исключительно к нейтральным (западных и восточных румбов) склонам. Вторая область занимает солнцепечные и наиболее крутые (15–20°) горные склоны на отметках высот 300–450 м. Пихтово-еловые и елово-широколиственные леса охотской флоры занимают верхнюю полосу (450–700 м) – гребни хребтов и привершинные крутые склоны, как правило, теневые и средней крутизны (не более 10–15°). Резко выраженный экологический доминант основной ниши этих лесов (вероятность его 64%) и отсутствие ее «размытой» части указывают на то, что «очаг» формирования аянских хвойных лесов в Нижнем Приамурье достаточно сильно связан с биоклиматическими условиями теневых склонов верхней полосы низкогорий, причем их пространственная ниша оказывается очень узкой, приуроченной главным образом к ГА и А локальным местоположениям. Наконец, в средней наиболее широкой полосе (интервал высот 110–450 м), господствуют буферные флоры, производные от маньчжурской – МО и МА, с встречаемостью доминантов соответственно 44% и 62%.

Флористические фратрии средней и верхней полосы (Ох, МО и МА) имеют анклав, расположенные ниже по склонам от их основных высотных ниш и указывающие таким образом на нисходящую локализованную трансгрессию двух базовых флор – маньчжурской мезофильной и охотской психрофильной.

Если следовать гипотезе А.Н. Криштофовича о том, что «вертикальный порядок горных поясов <...> точно воспроизводит последовательность движения волн растительных зон или формаций к югу» (1946, с. 69), то по высотному расположению лиственничников и пихто-ельников (см. рис. 4.7 Б) можно судить о такой последовательности внедрения данных базовых мигрантов на Приамурском экотоне в недавнем геологическом прошлом, которое оставило следы в современном лесном покрове. По-видимому, на более ранней стадии происходило внедрение с северо-запада ангаридских лиственничников, а на более поздней – аянских лесов.

Доминанты двух буферных флористических фратрий лесов: маньчжурско-охотской и маньчжурско-ангаридской, – сформировались в территориально близких высотных полосах (в интервале 110–310 м). Смещение охотской флоры с маньчжурской шло от верхней полосы низкогорий, где находится «очаг»-доминант пихто-ельников, вниз по склонам – навстречу доминанту экологической ниши горных мезофильных кедрово-широколиственных лесов. Формирование елово-широколиственных лесов, т.е. внедрение аянской ели в ясенево-дубово-липовые сообщества происходило главным образом на нейтральных и реже теневых трансэлювиальных склонах, куда и сместился экологический доминант этой буферной МО фратрии. Кроме того, он оказался на 100–200 м ниже по отношению к доминанту горной Мм фратрии. Возможно, это является свидетельством сверхвекового снижения летних температур и роста годовой увлажненности. Если такое предположение верно, то и общую картину трансгрессии «размытого» поля экологических ниш большинства флористических фратрий, с образованием анклавов, можно объяснить именно этим сверхвековым климатическим трендом. Гипотеза о прямых связях генезиса современной растительности с тектоническими процессами (Урусов, 1988) неубедительна ввиду несоизмеримости характерных времен этих процессов.

4.4.2. Экспозиционный фактор миграционных лесообразовательных процессов. В картину высотной поясности, как уже говорилось, вмешиваются также

факторы *солярной и ветровой экспозиции склонов*. Склоны южной экспозиции получают летом радиационного тепла почти в два раза больше, чем субгоризонтальные поверхности днищ долин. Ветровая экспозиция особенно четко проявляется на гребнях водоразделов и верхних частях северных и северо-западных склонов гор, которые подвержены действию суровых ветров зимнего муссона. В результате здесь появляются холодолюбивые группировки растений, снижающие нижнюю границу соответствующей им высотной зоны.

Широколиственные, кедрово-широколиственные, пихтово-еловые и лиственничные леса, т.е. сообщества всех четырех базовых флористических фратрий, имеют сильно «размытые», либо с анклавами, парциальные экологические ниши по солярной экспозиции склонов. Все четыре группы типов леса встречаются практически на склонах всех экспозиций (исключение составляет лишь отсутствие кедровников на теневых склонах гор и пихто-ельников на солнцепечных склонах), хотя области их доминирования азимутально разнесены. Доминант широколиственных лесов (с вероятностью 38%) приходится на ЮВ–ЮЗ склоны, кедрово-широколиственных (55%) – на склоны нейтральные, пихтово-еловых (49%) – на СЗ–СВ склоны и, наконец, лиственничных (38%) – на субгоризонтальные поверхности.

Столь высокая толерантность базовых растительных формаций Нижнего Приамурья к солярной экспозиции низкогорных склонов обусловлена, несомненно, общей субокеаничностью климата Приамурской субпацфики. Как известно (Блюдген, 1973; Алисов, Полтораус, 1974), солярно-экспозиционные биоклиматические контрасты наиболее ярко выражены в условиях резко континентального (радиационного типа) климата и гораздо слабее – при субокеаническом климате адвективного типа. Наглядные примеры локальных биоклиматических контрастов дают регионы Палеопацфики – Верхнее Приамурье (Коломыц, 1977) и юго-восточное Забайкалье.

Общий субокеанический характер лесного растительного покрова Приамурской субпацфики выражается в частности в ценотических группах напочвенного покрова. Почти по всем флористическим фратриям распространены луговые виды травостоя. И только в ксерофитных маньчжурских лесах (с дубом) господствуют лесные ценотические группы. Они преобладают и в аянских пихтово-ельниках. Широко представлены также смешанные ценотические группы.

По *солярно-циркуляционной экспозиции* хорошо дифференцируются ЕШ и ПЕ леса, с одной стороны, и КШ – с другой (см. рис. 4.8, А, Б). Аянские пихто-ельники широко распространены на всех нейтральных склонах и охватывают также склоны северной ориентации. Однако экологический доминант лесов Ох флоры приходится на склоны западных румбов, обращенные к влагонесущим воздушным массам. В то же время область доминирования широколиственных лесов базовой Мк флоры приходится на склоны южных румбов (солнцепечные) и восточные (наименее увлажненные). Трансгрессия горных широколиственных лесов с восточных склонов в пихто-ельники западных склонов привела к формированию на этих склонах буферной МО формации – елово-широколиственных лесов. Со своей стороны, распространение пихто-ельников вниз по долинам рек и внедрение их в Мм широколиственные леса привели к формированию долинных анклавов этой буферной фратрии.

Итак, два противоположных «полюса» флор: Мм и Ан фратрии, – имеют свои области доминирования на почти одинаковых абс. высотах (от подножий хребтов до их гребней), в условиях близкой солярной экспозиции (нейтральной, но с преоб-

ладанием солнцепечных для Мм флоры и теневых – для флоры Ан) и при одинаковом равнинном мезо- и микрорельефе (крутизна 0–16°). Однако буферная между ним флора (МА) распространена в основном на Э и ТЭ типах локальных МП, как на долинных плакорах, так на и гребнях и вершинах хребтов. Здесь в обоих случаях идет смешение маньчжурской мезофильной и ангаридской континентальной флор, с внедрением лиственницы в кедрово-широколиственные леса. Однако здесь же распространены и широколиственные леса с дубом (Мк флора) – следствие одновременной аридизации мезофильных маньчжурских лесов. Как видим, реально существующая мозаика рассматриваемых флор в Нижнеамурской низкогорной субпацифике не привязана жестко к геоморфологическому каркасу и сформирована биоклиматической системой – вековыми и сверхвековыми климатическими колебаниями, а также эктогенетическими сукцессиями самой лесной растительности. Как известно (Василевич, 1983), растительность не пассивно следует за изменениями внешней среды, а трансформирует их через механизмы меж- и внутривидовой конкуренции, поэтому в одних и тех же климатических условиях встречаются совершенно разные сообщества, что особенно характерно для Приамурского бореального экотона.

4.5. Экологическая и ландшафтообразующая роль литологического фактора. Литологический состав коренных пород оказывает умеренное влияние на распределение флористических фратрий ($K(A;B) = 0,120$) и гораздо более сильное – на типы леса ($K(A;B) = 0,270$). Эти связь вполне определенно дублируют ординацию лесных гео(эко-)систем по абс. высоте, поскольку сами коренные породы имеют упорядоченное высотное залегание (табл. 4.3) и по ним весьма четко дифференцируются высотные местности (микрорландшафты).

Таблица 4.3

Распределение литологического состава коренных пород по абсолютной высоте
(нормированные частные коэффициенты связи, $K(A,B) = 0,163$)

Абсолютная высота, м	Коренные породы			
	гранодиориты, диориты, диоритовые порфириды	конгломераты, брекчии, гравелиты	алевролиты, песчаники, глинистые сланцы	озерно-аллювиальные отложения (пески, глины, галечники)
20–40			0,10	0,50
40–110		0,18	0,18	0,19
110–190		0,21	0,21	0,11
190–310		0,21	0,17	0,21
310–450		0,41	0,21	
450–680	1,00		0,14	

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.

В транзитных теневых микрорландшафтах верхней полосы низкогорья, где выходят на поверхность массивно-кристаллические породы (диориты, гранодиориты и др.), господствуют пихтово-еловые леса охотской фратрии (рис. 5.9). Горные ксерофитные кедрово-широколиственные леса (с дубом) элювиально-трансэлювиальных и солнцепечно-транзитных микрорландшафтов произрастают на осадочно-метаморфических породах – главным образом грубообломочных (конгломератах и брекчиях) и реже тонкодисперсных (песчаниках, глинистых сланцах и алевролитах). К грубообломочным породам приурочен также экологический доминант буферных елово-широколиственных лесов солнцепечно-транзитных микрорландшафтов, между тем как тонкодисперсные осадочно-метаморфические породы

создают область доминирования горных лиственничников маньчжурско-ангаридской фратрии в микроландшафтах трансаккумулятивных предгорий. Наконец, рыхлые озерно-аллювиальные отложения элювиальных (плакорных), аккумулятивных и супераккумулятивных микроландшафтов создают условия произрастания мезофитных широколиственных лесов, долинных лиственничников и пихтоельников, а также лиственничных марей.

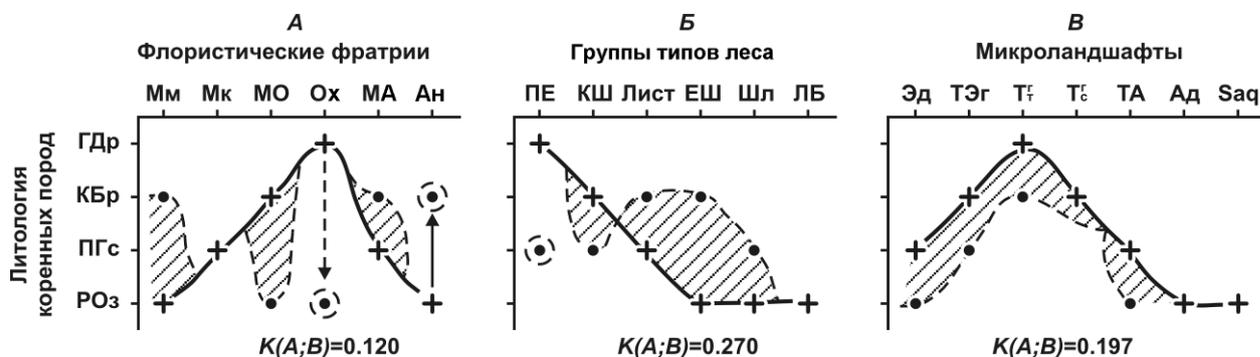


Рис. 4.9. Бинарная ординация флористических фратрий, групп типов леса и микроландшафтов по литологическому фактору

Условные обозначение те же, что и на рис. 4.5

Характерно, что большинство типов леса имеют свои области доминирования на наиболее дисперсных и наименее плотных коренных породах, а «размытые» части ниш распространяются на породы более грубообломочные и плотные.

4.6. Зональные группы лесов и механизмы формирования буферных сообществ. Проследим систему бинарной ординации по траекториям 4 → 10, 6 → 10, 10 → 11 и 11 → 12 (см. рис. 4.1). Зональные группы лесов обнаруживают две взаимно противоположные тенденции своих изменений для низкогорного (I) и равнинно-долинного (II) ярусов как по высотно-экспозиционной зональности (рис. 4.10, А), так и по микроландшафтам (рис. 4.10, Б). На гребнях хребтов и привершинных солнцепечных склонах господствует бореально-неморальная группа кедрово-широколиственных лесов маньчжурской мезофитной флоры. На трансэлювиальных и транзитных теневых и нейтральных местоположениях (типы зональности A_3B_1 и A_3B_2 , см. выше) представлена также неморально-бореальная группа аянских пихтово-еловых лесов. Спуск к подножьям хребтов сопровождается появлением буферных елово-широколиственных сообществ, с присутствием бореальных и неморальных видов травостоя примерно в равных пропорциях. Однако в самих ТА микроландшафтах бореальные виды становятся доминирующими, поскольку здесь формируется неморально-бореальной группы лиственничников буферной маньчжурско-ангаридской фратрии.

На Среднеамурской же равнине, включая долину р. Горин, и в прилегающих низовьях малых речных долин наблюдается мозаичное, «диффузное» распределение зональных групп лесов. Тем не менее, прослеживается определенная тенденция смены экологических доминантов от чисто бореальных до смешанных бореальных + неморальных при переходе от супераккумулятивных и аккумулятивных микроландшафтов к элювиальным (плакорным). Однако дальнейший переход к предгорным ТА ландшафтам ведет к преобладанию той же неморально-бореальной группы. В целом эта группа лесов является наиболее широко распространенной не только по своим экологическим доминантам, но и по многочисленным анклавам, разбросанным как в низкогорном, так и равнинно-долинном ярусах.

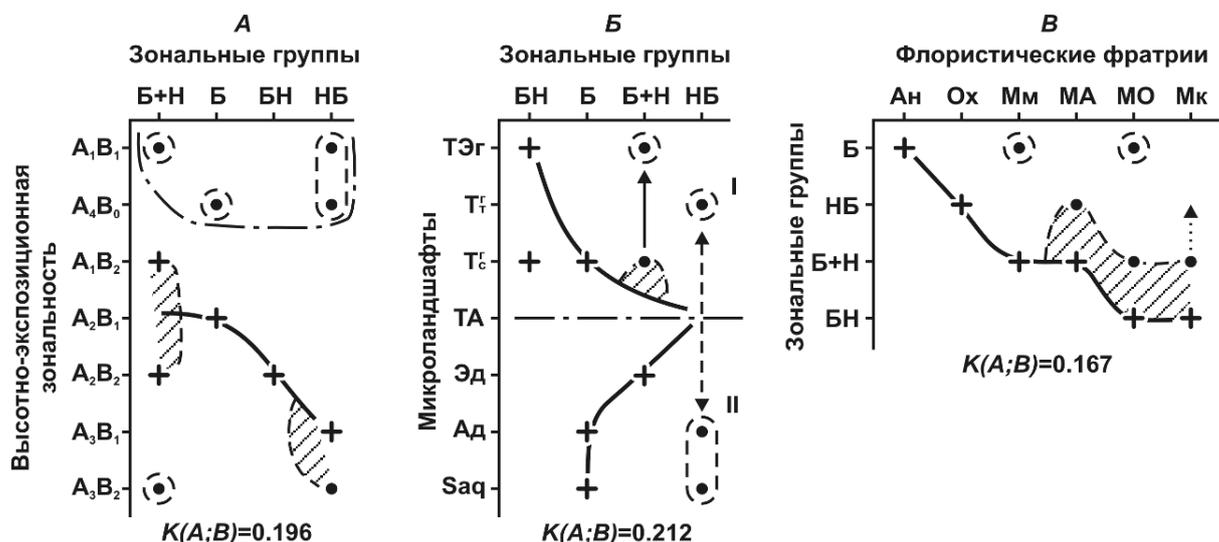


Рис. 4.10. Экологические ниши зональных групп лесов в пространствах высотно-экспозиционной зональности, микроландшафтов и флористических фратрий
Условные обозначения. Высотные ярусы: I – низогорный; II – предгорно-равнинный.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 4.5.

Рассмотрим теперь, как различные зональные группы травостоя представлены во флористических фратриях, т.е. какова зонально-географическая структура фратрий (рис. 4.10, B), отображенная в почвенном покрове как показателе биологически равноценных местообитаний, по определению Л.Г. Раменского и А. Каяндера (цит. по: Сукачев, 1972). Наиболее интересны в этом отношении маньчжурские фратрии, которые послужили базовыми при формировании лесного покрова Приамурской субпафифики. В целом почвенный покров в лесах маньчжурской мезофитной фратрии на 40% складывается из комплекса бореальных + неморальных видов (доминант), со значительным анклавом чисто бореальных видов, что дает в сумме 74%. Между тем в маньчжурской ксерофитной флоре (широколиственные леса с дубом) эта сумма не превышает 19%, причем бореальные виды вообще отсутствуют. Область доминирования с вероятностью 62% представлена бореально-неморальными видами, а «размытая» часть ниши охватывает поровну как смесь бореальных + неморальных видов, так и неморально-бореальные виды.

Зональная структура буферных флористических фратрий проливает определенный свет на механизмы их формирования. В буферной маньчжурско-охотской флоре преобладают (вероятность 47%) бореально-неморальные виды травостоя, хотя до 20% встречаются и чисто бореальные виды – наследие базовой охотской фратрии, где они составляют 100%. Поскольку бореально-неморальные виды в маньчжурской мезофитной флоре отсутствуют, то можно полагать, что буферная маньчжурско-охотская фратрия произошла от смешения охотской флоры с флорой маньчжурской мезофитной, а не с ксерофитной. Далее, буферная маньчжурско-ангаридская фратрия сформировалась путем смешения ангаридской флоры с той же маньчжурской мезофитной. Об этом свидетельствуют, во-первых, доминирующее положение бореальных + неморальных видов как в Мм флоре (с вероятностью 40%), так и во флоре МА (54%), а во вторых, – значительное присутствие в Мм флоре бореальных видов (34%), встречаемость которых в Ан флоре составляет 73%.

Таким образом, обе буферные фратрии: маньчжурско-охотская и маньчжурско-ангаридская, – сформировались на основе одной и той же базовой маньчжурской мезофитной фратрии, которая по фактору биологически равноценных место-

обитаний оказалась гораздо ближе к другим базовым фратриям (МО и Ан), нежели ксерофитный вариант маньчжурской флоры.

5. ГЕОТОПОЛОГИЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ НИЖНЕАМУРСКОЙ СУБПАЦИФИКИ

5.1. Геотопы как внутриландшафтное «ядро» экологических связей. Распределение флористических фратрий и групп типов леса по локальным типам местоположений (рис. 5.1, А, Б) показывает, как флоро- и ценогенез вполне определенно проявляются на уровне микрокатен – сопряженной системы элементарных форм горно-долинного рельефа (геотопов). Представленные профили областей доминирования флористических и фитоценологических характеристик являют собой некую собирательную микрокатену. В пределах каждого микроландшафта существующие в нем флористические фратрии и группы типов леса отчетливо распределены по этой катенарной системе, состоящей из трех плеед геотопов. Первая и третья плееды объединяют представителей наиболее контрастирующих между собой и потому наиболее конкурирующих флор. Первую, автоморфную, плееду Э и ТЭ типов локальных МП занимают кедрово-широколиственные сообщества маньчжурской ксерофитной фратрии и в значительной мере – сложные лиственничники фратрии буферной маньчжурско-ангаридской. Кедровники на 67% своих ареалов сосредоточены на плакорах, а область доминирования лиственничных лесов (с гораздо меньшей вероятностью – 39%) приходится на верхние выпуклые участки склонов. Смещение маньчжурских флор с ангаридской спорадически проявляется также на плакорах и в нижних звеньях микрокатен.

Вторая, наиболее обширная плееда, охватывающая средние и нижние части склонов (Т-ТА и А геотопы) – арена господства охотского и маньчжурско-охотского флористических комплексов, а также горной части ангаридской флоры.

Наконец, третью аккумулятивно-супераквальную плееду геотопов занимают, с одной стороны, мезофитные широколиственные леса, а с другой, – мерзлотно-таежные лиственничные мари (низменно-котловинный вариант ангаридской флоры).

Таким образом, встречаясь по существу на одних и тех же абс. высотах (от 20–80 м до 400–450 м) два типа маньчжурской флоры оказываются разнесенными по профилю микрокатены: леса Мк фратрии приурочены к Э и реже к ТЭ геотопам, а Мм – преимущественно к супераквальным. По соседству с последними (на Та–А геотопам) в средней полосе низкогорий формируются сообщества охотского и маньчжурско-охотского флористических комплексов.

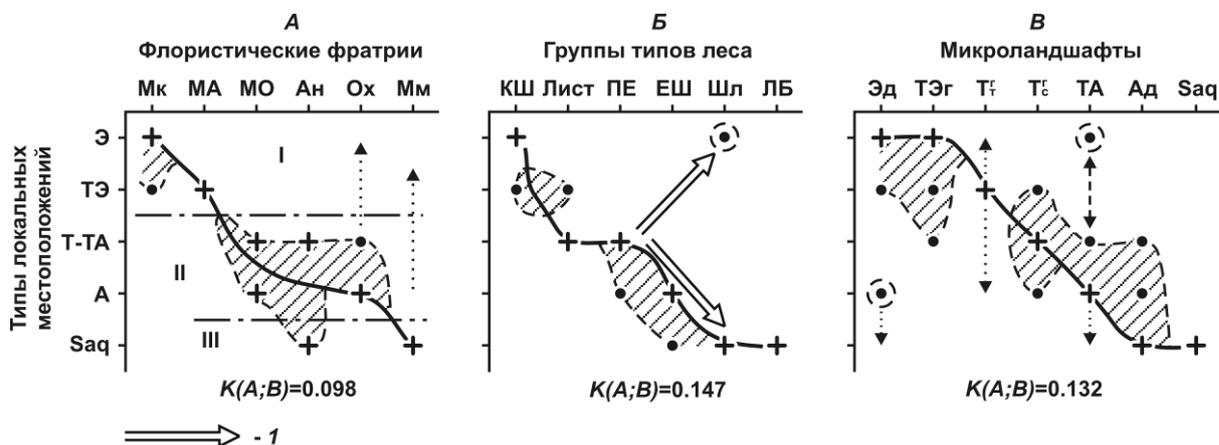


Рис. 5.1. Бинарная ординация флористических фратрий, групп типов леса и микроландшафтов по фактору локального местоположения

Условные обозначения: I–III – три корреляционные плеяды (см. в тексте); I – направления локальной трансгрессии пихто-ельников в ареалы широколиственных и кедрово-широколиственных лесов. Остальные обозначения те же, что и на рис. 4.5

Смешение маньчжурской флоры с охотской, с одной стороны, и с ангаридской, – с другой весьма четко дифференцировалось не только по экспозиции склонов (см. выше, гл. 4), но и по геотопам. На полого-вогнутых геотопах солнцепечных склонов аянская ель и сопутствующие ей таежные элементы внедрялись в мезофитные кедрово-широколиственные леса. В то же время на гребнях сопок и привершинных выпуклых склонах шло внедрение лиственницы в распространенные здесь ксерофитные (с дубом) кедровники (рис. 5.2). В высотном отношении ареалы лесов двух сформировавшихся буферных фратрий: маньчжурско-охотской и маньчжурско-ангаридской, – пересекаются очень редко. Первая занимает главным образом средние и верхние полосы низкогорий, а вторая – нижнюю полосу и предгорные равнины.

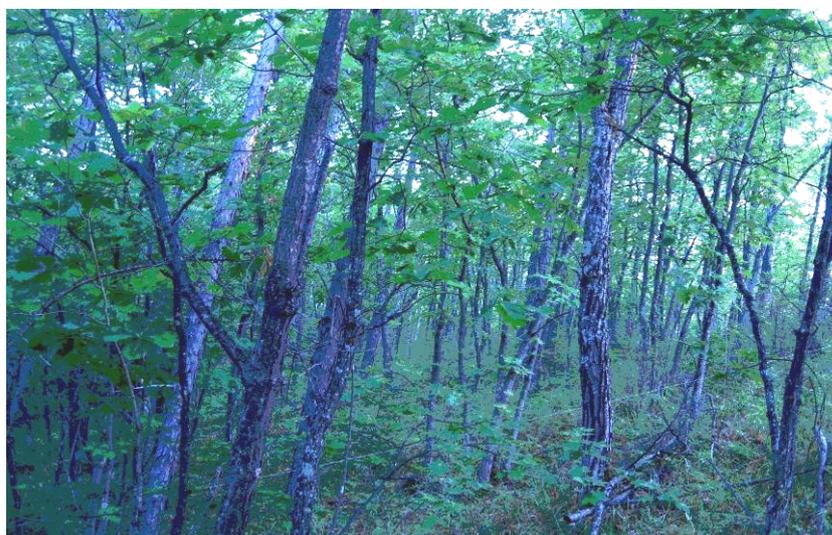


Рис. 5.2. Лиственничный лес, с дубом, разнотравный
Фото П.С. Петренко

Проследим далее распределение локальных типов МП по микроландшафтам (см. рис. 5.1, B). Это по существу связь микро- и мезокатен в данной статистической выборке. Связь вполне значима и весьма показательна. Экологические доминанты свидетельствуют о том, что выделенные нами локальные типы местоположений (МП) по группам лесных биогеоценозов в целом отображает адекватные им территориальные единства более высокого ранга – микроландшафты. При этом в нижних звеньях катены «размытые» поля конформности охватывают геотопы, более дренированные по отношению к доминантам. Обратная картина свойственна Э и ТЭг геотопам. Примечательно, что вторая (Т–ТА и А) плеяда геотопов формирует довольно обширную группу микроландшафтов, включающий их T^r_c , ТА и Ад типы.

Полученные связи позволяют давать структурные и функциональные характеристики микроландшафтов по группам типов леса, которые принадлежат тому или иному типу локальных местоположений. В каждую такую группу попадают преимущественно те лесные сообщества, которые могут характеризовать адекватный им тип местоположения более высокого иерархического уровня – звена мезокатены

в системе гора–долина. Такие межранговые связи и отношения на качественном уровне рассмотрены ранее Б.П. Колесниковым (1956). Он выделил в масштабе горно-долинного рельефа три полосы: сноса, транзита и аккумуляции грунтовых масс, с последовательным поднятием уровня грунтовых вод. На этот общий фон трех сопряженных горно-долинных типов местопроизрастания накладывается широко распространенные локальные катены (с местными базисами эрозии), которые повторяют в миниатюре мезоуровень ландшафтных сопряжений.

5.2. О плакорной группе лесных экосистем. Плакорная группа лесных сообществ приурочена к элювиальным типам МП и соответствует в целом *предгорным кедровникам*, по геоморфологической классификации Б.П. Колесникова (1956). Она распространена как раз по окраинам Средне-Амурской низменности, в предгорьях Северного Сихотэ-Алиня и по предгорному левобережью Амура.

Предгорные кедровники произрастают на наиболее высоких древних озерно-аллювиальных террасах, а ближе к предгорьям – на скульптурных аккумулятивных террасах, сложенных в основании осадочно-метаморфическими горными породами и плоскими базальтовыми покровами. Тяготеют к междуречным водоразделам, с уклонами от 2–3° до 5°. В лесообразовательном процессе предгорных кедровников существенную роль играют явления гидроморфности и заболачивания. Грунтовые воды залегают неглубоко, местами в понижениях рельефа выходят на поверхность, и здесь появляется более влаголюбивая растительность (ясень, ольха пушистая, лиственница). Почвы мощные, глубокие, суглинистые, реже супесчаные, почти бесскелетные, свежие и влажные, богатые питательными веществами, по морфологии напоминают бурые лесные, слабо оподзоленные, иногда с некоторой оглеенностью в гор. В₂ и ниже. Встречается характерная окраска нижних горизонтов – охристая, иногда даже красноватая. Она позволяет относить эти почвы к «ископаемым латеритоподобным почвам Дальнего Востока» среднечетвертичного или даже третичного возраста (Криштофович, 1932). Это свидетельствует о высокой стабильности лесо- и почвообразовательных процессов на местоположениях предгорных кедровников (Колесников, 1956), т.е. в элювиальных (плакорных) долинных микроландшафтах, по нашей классификации.

5.3. Геоморфология низкогорных микроландшафтов. Установлена весьма четкая ординация микроландшафтов по высотно-экспозиционной зональности и по самой абс. высоте (см. рис. 4.5 В и 4.7 В)). При этом в рассматриваемой нами выборке пробные площади (географические точки) на элювиально-трансэлювиальных и транзитных местоположениях охватывают почти весь высотный диапазон низкогорных хребтов, начиная с 200 м. Однако транзитные группы биогеоценозов на теневых и нейтральных склонах доминируют (с вероятностью более 40%) в самой верхней полосе низкогорий (выше 450 м), переходной уже к среднегорьям. Солнцепечные же транзитные местоположения преобладают (с такой же вероятностью) на более низких абс. высотах – в средней низкогорной полосе (до 200 м).

На графиках частных коэффициентов связи отчетливо выделяются две высотные плеяды микроландшафтов – предгорно-равнинная и низкогорная. Вторая плеяда отличается наибольшим геоморфологическим разнообразием. Особенно это касается вершин и гребней сопок, а также примыкающих к ним верхних частей горных склонов. Трансаккумулятивные микроландшафты, занимающие окраины морфотектонических депрессий, являются переходными между двумя плеядами. Они отображают первичное латеральное разрастание впадин и вторичное контракционное формирование обрамляющих их поднятий – в соответствии с концепцией (Ху-

дяков, 1977) о развитии в мезо-кайнозойе межгорных впадин как основной движущей силы формирования современного геоморфологического облика Юга Дальнего Востока.

С типами местоположений непосредственно связан важный «прямодействующий», по терминологии Л.Г. Раменского (1971), ландшафтообразующий признак – степень литоморфности–гидроморфности. Как отмечено в работе (Раковская и др., 1984), введение признака эдафического увлажнения как классификационного критерия на низших ступенях иерархии региональных природных комплексов позволяет связать воедино ландшафтообразующий эффект зональных и азональных факторов.

Альтернативность проявления лито- и гидроморфизма обусловлена конкурирующими соотношениями двух свойств эдафотопов: механического состава почвообразующих пород и степени почвенно-грунтового увлажнения, связанной с интенсивностью дренажа территории. В данном случае эти свойства характеризовались содержанием литомассы (обломков коренной породы) в почвенном горизонте В и влажностью горизонта А₁.

На графиках бинарной ординации (рис. 5.3 А и Б) выделенные микроландшафты образуют два экологических градиента, характеризующих взаимоисключающее проявление процессов лито- и гидроморфизации. Это находит соответствующее выражение в экологических группах напочвенного покрова (см. рис. 5.3 В). Наконец, выявляется определенная обратно пропорциональная связь влажности почвы с ее защемленностью (табл. 5.1): в целом чем ниже защемленность почвы, тем выше ее влажность.

Таблица 5.1

Зависимость влажности гор. А₁ почвы от содержания литомассы в гор. В
(частные коэффициенты связи, $K(A;B) = 0,095$)

Содержание литомассы в гор. В, %	Состояние гор. А ₁ почвы				
	мокрое	сырое	влажное	свежее	сухое
0–18	1,00	0,40	0,05	0,24	0,24
18–36			0,62		
36–54		0,60	0,08	0,24	0,24
54–72			0,25	0,19	0,20
72–95				0,34	0,31

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.

Переход от низкогорных и возвышенных мезоместоположений к низменно-равнинным сопровождается ухудшением дренажа и соответствующей активизацией процессов гидроморфизации, при ослаблении роли литоморфности. Процесс литоморфизации выражен преимущественно на хорошо дренируемых, особенно расчлененных, возвышенностях, откуда происходит вынос мелкозема, между тем как гидроморфизация свойственна низменно-долинным местоположениям, где наблюдаются накопление тонкодисперсного материала и перегрузка поверхностных и грунтовых вод. В условиях горного рельефа в эту схему определенные поправки вносит солярная экспозиция склонов: солнцепечные склоны становятся в чистом виде литоморфными (микроландшафт Т^Г_С), а тенивые – смещаются в сторону гидроморфности (лито-гидроморфный микроландшафт Т^Г_Т).

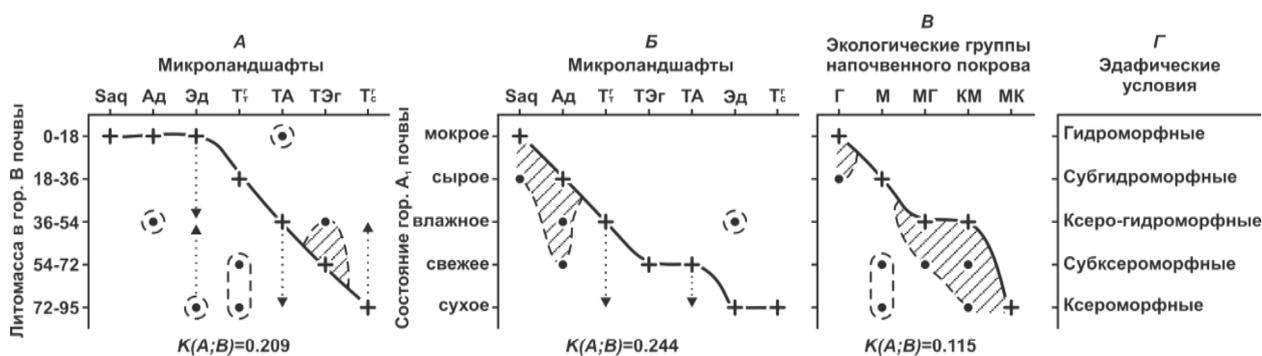


Рис. 5.3. Бинарная ординация признаков, которая характеризует литоморфность-гидроморфность эдафических условий местопроизрастания
Условные обозначения те же, что и на рис. 4.5

Интересно отметить, что элювиальные (плакорные) микроландшафты возвышенных участков равнин, отображающие зонально-региональную биоклиматическую норму Приамурского бореального экотона, резко контрастируют с соседними низменными Ад субгидроморфными ландшафтами и оказываются в сублитоморфной группе – вместе с горными ТЭ^Г и предгорными ТА природными комплексами. Долинные плакоры имеют весьма широкий разброс степени защебненности почвы (низкий доминирующий процент литомассы в гор. В и крупный анклав с максимально высоким процентом, см. рис. 5.3 А) и столь же расширенный диапазон влажности гор. А₁ (от сухого доминанта до умеренно влажного анклава). Благодаря таким контрастным лито-гидроэдафическим условиям, плакорные местоположения оказываются ареной распространения различных флор и соответственно заняты лесными сообществами разного типа.

5.3. Распределение лесных сообществ по микроландшафтам. Обратимся сначала к типам насаждений (рис. 5.4 Б). Отсутствие почти у всех этих типов «размытых» частей геоморфологических ниш и многочисленное отпочковывание анклавов указывают на резко выраженную дискретность в распределении лесных фитоценозов. Бинарная их ординация по горно-долинному рельефу носит не строго детерминированный, а вероятностный характер, с достаточно большим диапазоном экологических доминантов и дроблением самого фитоэкологического пространства. Так, на теневых горных склонах совпадают области доминирования елово-широколиственных лесов и частично пихто-ельников, а в речных долинах – мелколиственных лесов и лиственничников. С другой стороны, кедрово-широколиственные и пихтово-еловые леса распространены в достаточно широком диапазоне геоморфологических условий, хотя каждый из этих типов насаждений имеет свой доминирующий интервал.

Тем не менее, статистическая связь между рельефом и элементарными единицами лесной растительности вполне значима. Это говорит о том, что геоморфологическим критериям, по которым выделялись микроландшафты, соответствуют определенные первичные группировки лесных сообществ. Таким образом, высотные местности правомерно рассматривать как фито-геоморфологические природно-территориальные единства, т.е. они имеют определенное ландшафтное содержание, что и позволило нам считать их микроландшафтами, по классификации М.А. Глазковой (1964).

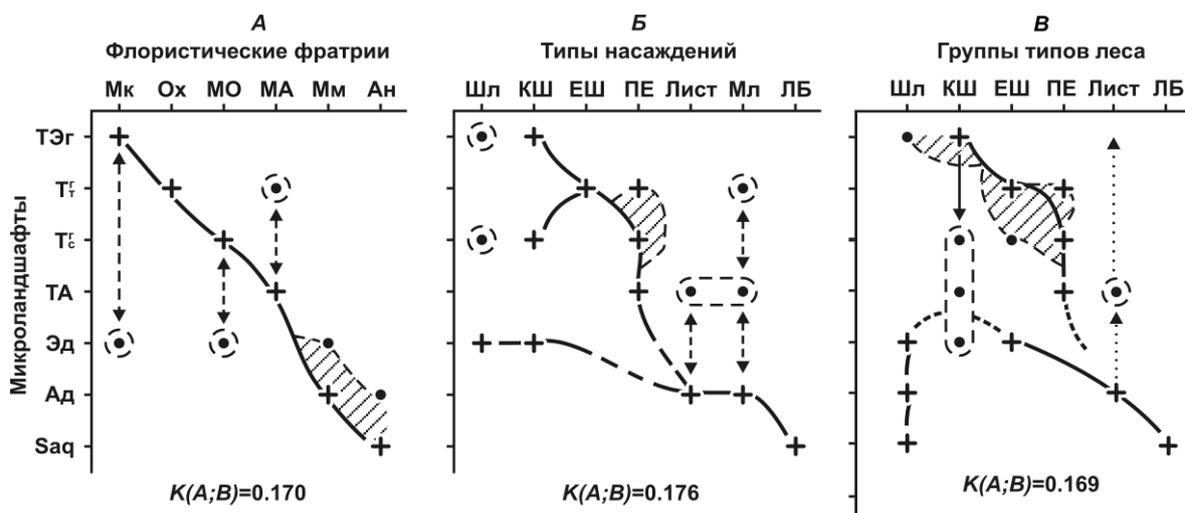


Рис. 5.4. Экологические ниши флористических фратрий, групп типов насаждений и групп типов леса в парагенетической системе микроландшафтов.

Условные обозначения те же, что и на рис. 4.5.

Пониженные в целом связи обусловлены тем, что в некоторых микроландшафтах помимо флор-доминантов встречаются и второстепенные флоры. Так, на горных Э–ТЭ мезоместоположениях к маньчжурской мезофитной флоре примешиваются не только ксерофитная, но и элементы переходной маньчжурско-ангаридской фратрии. В предгорных ТА микроландшафтах наряду с господствующими МС и ВС флорами встречаются и зонально-фоновые леса маньчжурской мезофитной фратрии.

Система экологических ниш флористических фратрий, групп типов насаждений и групп типов леса в пространстве микроландшафтов отчетливо демонстрирует два геоморфологических комплекса лесов – горный и предгорно-равнинный. Полученные модели существенно детализируют это феноменальное явление, описанное Б.П. Колесниковым (1956) для кедрово-широколиственных лесов Приморья и В.А. Розенбергом (1963) – для пихтово-еловых лесов Нижнего Приамурья.

Элювиальные (плакорные) микроландшафты предгорных равнин и широких речных долин (Эд) приурочены на 80% своих ареалов к солнцепечным склонам умеренной и даже повышенной крутизны (от 3–5° до 10–15°), что обеспечивает их хороший дренаж, необходимый, как известно (Высоцкий, 1909), для формирования именно плакорных типов растительного покрова.

Характерно, что ни одна флористическая фратрия (базовая или буферная) и ни один тип леса не представлены своими доминантами в плакорных микроландшафтах. Это говорит о том, что каждая из этих флорогенетических и фитоценологических единиц не может служить в качестве единственного зонального представителя Приамурского бореального экотона. Они разбросаны своими доминирующими ареалами по различным звеньям мезокатен и по местоположениям с различной солнечно-циркуляционной экспозицией. Можно лишь отметить, что на плакорах в качестве субдоминантов встречаются типы леса преимущественно трех флористических фратрий – Мк, Мм и МО. При этом сама маньчжурская флора как исходная базовая для формирования общего облика лесного покрова равнинно-низкогорной Нижнеамурской субпацфики в данном экорегионе достаточно локализована и представлена разорванными ареалами.

В пространственно упорядоченном (по микроландшафтам) ряду флористических фратрий две разновидности маньчжурской флоры: мезофильная и ксерофиль-

ная, – «разнесены» по разным» полюсам» мезокатены, что отмечено также для широколиственно-хвойного пояса Среднего Сихотэ-Алиня (Крестов, 1993). Кедровники с дубом приурочены главным образом к гребням хребтов и к их привершинным склонам, а липняки – к низменным равнинам и речным долинам. Аянские пихто-ельники обжили теневые горные склоны, между тем как на солнцепечных склонах произошло смешение маньчжурской мезофитной и охотской флор. Трансгрессия же лиственничников Ан мерлотно-таежной флоры со стороны днищ малых долин вверх по склонам привела к формированию в нижней полосе низкогорий лесов буферной МА фратрии.

Эти территории заняты лесами, весьма пестрыми по флористическому составу и ценотической структуре. Здесь произрастают главным образом Шл и КШ леса (суммарная их встречаемость равна почти 60%). Однако если первые из них принадлежат маньчжурской флоре целиком, то вторые – только на 49%. В кедровниках определенное место занимают представители маньчжурско-охотской и маньчжурско-ангаридской флор (соответственно по 27% и 14%). Наряду с этим до 27% площади плакоров приходится на долинные переходные елово-широколиственные леса, принадлежащие на 45% охотской флоре. Таким образом, многообразие флор и ценотических структур лесов долинных плакоров как местных представителей фоновой (зонально-региональной) биоклиматической нормы вполне определенно характеризуют переходный (буферный) характер Приамурского бореального экотона.

Аккумулятивные предгорно-равнинные микроландшафты резко контрастируют по флоре с элювиальными (плакорными). Здесь господствуют почти исключительно лиственничники ангаридской таежной фратрии и частично (на ТА местоположениях предгорий) – леса буферной МА флоры.

Плоские гребни и привершинные солнцепечные склоны хребтов составляют лишь 22% элювиально-трансэлювиальных горных ландшафтов (Э–ТЭг) в верхней полосе низкогорья (интервалы высот 310–680 м). Они заняты почти исключительно представителями Мк флоры, слагающими горные кедрово-широколиственные леса. Основная же территория этих микроландшафтов, имеющая теневую и нейтральную солярную экспозицию склонов средней крутизны (до 15–25°), покрыта темнохвойными аянскими лесами охотской флоры. В средней и нижней полосах низкогорий (транзитные микроландшафты, с наиболее высокой крутизной склонов – до 20–55° и более) доминируют: на теневых склонах (T_T^r) аянские пихто-ельники, а на солнцепечных и нейтральных (T_C^r) – буферные маньчжурско-охотские сообщества. Переход к подножьям хребтов (ТА), и далее к межгорным равнинам и речным долинам (аккумулятивным микроландшафтам, Ад) сопровождается замещением маньчжурской и охотской флор флорой восточносибирской. Кедрово-широколиственные и пихтово-еловые леса сменяются лиственничниками (чистыми или с примесью широколиственных пород), а в замкнутых супераквальных (Саг) местоположениях с высоким перевлажнением – лиственничными марями. Экологические доминанты указанных лесных сообществ приходятся на субгоризонтальные местоположения.

Наибольшая пестрота в пространственном распределении групп типов леса свойственна солнцепечным и нейтральным транзитным склонам, а также предгорьям. В системе геоморфологической дифференциации типов леса – это своего рода «диффузная» высотная полоса лесного покрова, с максимальной неопределенностью детерминации фитоценологических единиц характеристиками горнодолинного рельефа (см. рис. 5.4 В). В этой полосе не отмечено каких-либо экологи-

ческих доминантов типов леса. Сосредоточены между собой главным образом кедрово-широколиственные и пихтово-еловые леса. На солнцепечных склонах к ним примешиваются буферные елово-широколиственные сообщества, а в предгорьях – лиственничники преимущественно маньчжурско-ангаридской флористической фратрии.

Ангаридская флора в «чистом виде» представлена только лиственничными марями и переходными к ним таежными сообществами на обширных надпойменных террасах Амура. Основная же группа лиственничников относится к буферной маньчжурско-ангаридской флористической фратрии, где к лиственнице примешиваются широколиственные породы. Одновременно в напочвенном покрове наблюдается смешение бореальных и неморальных видов. Эти леса распространены главным образом в нижней полосе низкогорий (на абс. высотах 100–200 м) на элювиальных МП мелких возвышенностей и реже – на ТА–А участках подгорных шлейфов.

6. ТЕРМО- И ГИДРОЭДАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ПРОИЗРАСТАНИЯ ЛЕСОВ

6.1. Температура почвы. Температура и влажность почвы – важнейшие локальные факторы, определяющие флористическую и фитоценотическую структуру лесов, а также их продуктивность. По информационным моделям были выявлены бинарные отношения флористических фратрий и групп типов леса с гидротермическими почвенными параметрами (табл. 6.1 и 6.3), с учетом обратного воздействия полога леса на температуру почвы через освещенность напочвенного покрова как показатель экранирующего влияния этого полога на проникающую суммарную солнечную радиацию. В целом проявляется обратно пропорциональная связь температуры почвы с освещенностью напочвенного покрова.

Летнее температурное поле почв модельной территории Нижнего Приамурья характеризуется достаточно резко выраженной контрастностью, которая вполне отчетливо коррелирует с типами леса различных флористических фратрий. Максимальный размах температурных колебаний на одних и тех же глубинах почвы между этими категориями лесных сообществ Приамурской субпацфики достигает 5–7°, что свидетельствует об их высокой чувствительности к изменениям теплоэнергетических ресурсов. Наряду с этим, проявляется достаточно тесная связь типов леса с летней влажностью лесной подстилки и различных генетических горизонтов почвы (см. ниже).

В типах леса маньчжурской флоры: широколиственных и кедрово-широколиственных, – летняя температура почвы значительно выше, чем во всех остальных типах леса (табл. 6.1 и 6.2, рис. 6.1). На глубинах 30–40 см этот разрыв составляет 1,5–1,5°, а в более глубоких слоях почвы достигает 3,5–4,0°. В первую очередь здесь играет роль благоприятная солярная экспозиция местоположений этих лесов (см. рис. 4.7). При этом почва в ксерофитных широколиственных лесах несколько тепле, чем в мезофитных кедровниках, что связано с гораздо меньшими значениями в них общей скелетной фитомассы и зеленой массы, а также частично массы подроста и подлеска (см. далее рис. 7.2 А, Б и 7.3 А, Б).

В результате освещенность напочвенного покрова в первом случае достигает 27–37 000 люкс, а во втором – не превышает 9 000 люкс (табл. 6.3). Наиболее низка температура длительно-сезонномерзлых почв (со спорадической многолетней мерзлотой) под лиственничными марями. Исключение составляет лишь верхний

30-сантиметрового слой, который днем хорошо прогревается в условиях редкостойного древесного яруса и отсутствия густого кустарника. Немного теплее почвы в аянских пихто-ельниках охотской фратрии, что вызвано главным образом теневой экспозицией занимаемых ими горных склонов (см. рис. 4.7). Этот фактор здесь перекрывает положительную роль повышенной освещенности под пологом леса, обусловленной умеренными значениями живых надземных фитомасс.

Таблица 6.1

Области доминирования температуры почвы на разных глубинах в различных группах типов леса

Глубина, см	Группы типов леса					
	Шл	КШ	ЕШ	ПЕ	Лист	ЛМ
30	15,1–17,2	13,5–17,2	12,3–13,5	8,6–11,0	11,0–12,3	12,3–13,5
40	13,3–14,3	14,3–16,6	11,0–11,5	8,5–11,0	11,0–11,5	8,5–11,0
50	12,0–13,5	13,5–16,6	7,1–10,7	8,2–10,3	10,0–10,7	7,1–10,0
60	12,0–13,3	12,0–16,2	7,1–10,0	8,0–9,5	9,0–10,0	7,1–10,0
70	12,0–13,0	9,5–15,5	6,0–8,0	6,0–8,0	3,7–6,0	3,7–6,0

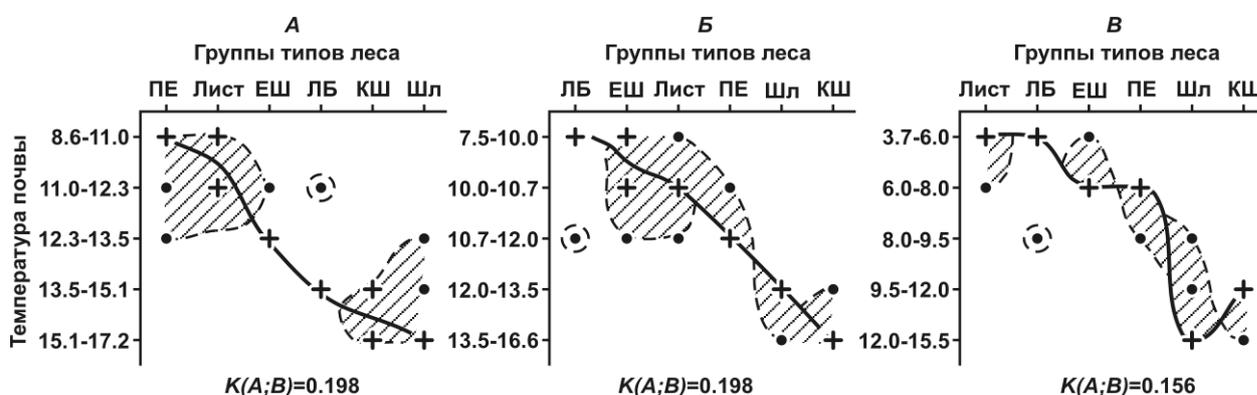


Рис. 6.1. Экологические ниши групп типов леса в пространстве температур почвы на глубинах 30 см (А), 50 см (Б) и 70 см (Б)
Условные обозначения те же, что и на рис. 4.5

Таблица 6.2

Нормированные частные коэффициенты связи флористических фратрий с температурой почвы на глубине 50 см ($K(A;B) = 0,148$)

Температура почвы	Флористические фратрии					
	Ох	Ан	МО	Мм	МА	Мк
7,5–10,0	0,51	0,46				0,20
10,0–10,7	0,38	0,23	0,24		0,24	0,10
10,7–12,0	0,11	0,31	1,33	0,27	0,22	
12,0–13,5			0,12	0,73	0,24	0,20
13,5–16,6					0,30	0,50

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.

В елово-широколиственных лесах буферной маньчжурско-охотской фратрии почвы более теплые, чем в пихто-ельниках, и причина тому – почти исключительная приуроченность этих лесов к солнцепечным горным склонам (см. рис. 4.7, Б). Правда, температуры почвы здесь, вероятно, несколько снижены, благодаря большой массе древостоя и в особенности густого подлеска, уменьшающей освещенность напочвенного покрова.

В лиственных лесах ангаридской и маньчурско-ангаридской флор, где лесной полог не столь плотен, верхний полуметровый слой почвы оказывается бо-

лее теплым, чем в темнохвойной тайге, и только начиная с глубины 70 см, где скапливается запас зимнего холода, температура почвы резко понижается – до уровня температуры в лиственных марях. Особенно это характерно для долинных лиственныхников, находящихся в условиях зимних температурных инверсий.

Таблица 6.3

**Нормированные частные коэффициенты связи освещенности
напочвенного покрова с группами типов леса**

Освещенность, люксы	Группы типов леса					
	КШ	ЕШ	Лист	ПЕ	ШЛ	ЛМ
1780–9000	0,50	0,23	0	0,15	0,13	0
9000–12800	0,29	0,18	0,26	0,11	0,20	0
12800–18200	0,11	0,41	0,44	0	0,22	0
18200–27000	0,10	0,18	0,13	0,45	0,20	0
27000–38100	0	0	0,17	0,29	0,25	1,00

Примечание. Жирным шрифтом обозначены экологические доминанты, курсивом – незначимые связи.

Явление температурной инверсии в условиях горно-долинного рельефа хорошо согласуется с многочисленными фактами нарушения высотной зональности: на средних частях склонов оказываются группировки более теплолюбивого характера, нежели в долинах. Особенно велики контрасты между солнцепечными склонами и днищами узких долин. Даже северные склоны имеют более высокие летние температуры и большую продолжительность безморозного и вегетационного периодов, чем днища долин (Колесников, 1956). Помимо зимнего выхолаживания, вызывающего глубокое промерзание почвы, отрицательную роль играют также длительные конвекционные туманы, характерные для глубоких межгорных долин и котловин.

Выявленные закономерности ординации типов леса по температуре почвы создают определенную геофизическую основу для проведения локальных ландшафтно-экологических прогнозов по разработанной нами методике (Коломыц, 2008). Изменения температуры почвы могут дать вполне значимые преобразования типов леса маньчжурской флоры во все остальные типы охотско-камчатской или восточносибирской флористических фратрий, – и наоборот. Столь же отчетливыми правомерно ожидать прямые и обратные переходы между лиственными и елово-широколиственными лесами при соответствующем температурном сигнале (ШЛ ↔ ПЕ, КШ ↔ ПЕ, ШЛ ↔ Лист, КШ ↔ ЕШ и т.д.). В то же время выявление взаимных переходов ШЛ ↔ КШ и ПЕ ↔ ЕШ будет затруднено, особенно при слабом температурном тренде, поскольку оба члена в каждой паре типов леса имеют близкие базовые температурные условия почвы.

6.2. Влажность почвы. В отличие от температуры влажность почвы оценивалась лишь качественно и достаточно грубо – по эдафической сетке типов местобитания П.С. Погребняка (1955). Как уже говорилось, выделялись пять категорий влажности: почва мокрая, сырая, влажная, свежая и сухая.

По влажности лесной подстилки (гор. А₀) и гумусового горизонта А₁ флористические фратрии, а также ценоотические типы леса дифференцируются вполне отчетливо (табл. 6.4, рис. 6.2) и укладываются в закономерный ряд своих экологических доминантов. За аномально гидроморфными лиственными марями, с их категорией мокрых почв, идут темнохвойные аянские леса с сырыми почвами, затем умеренно увлажненные елово-широколиственные, широколиственные и лиственные леса и, наконец, кедровники со свежими и сухими почвами. При этом

на графиках бинарной ординации горные пихто-ельники, произрастающие на крутых скалистых склонах, дают анклав сухих почв. Четким раздвоением по влажности горизонтов A_0 и A_1 отличается также тип широколиственных лесов. Две отстоящих друг от друга области его доминирования (влажная и сухая почва) относятся к двум флористическим фратриям неморальных лесов – мезофитной и ксерофитной.

Таблица 6.4

Влажность почвы в лесах различных флористических фратрий

(частные коэффициенты связи)

а) Лесная подстилка ($K(A;B) = 0,219$)

Состояние почвы	Флористические фратрии (см. в тексте)					
	Ан	Ох	МО	МА	Мм	Мк
мокрое	0,52					
сырое	0,34	0,53				
влажное			0,48	0,46	0,50	
свежее	0,14	0,21	0,19	0,46		0,38
сухое		0,26	0,32	0,08	0,50	0,63

б) Горизонт В ($K(A;B) = 0,192$)

Состояние почвы	Флористические фратрии (см. в тексте)					
	МО	Ан	Ох	МА	Мк	Мм
мокрое	0,54	0,23				0,23
сырое		0,46	0,51			
влажное	0,17	0,19	0,11	0,72	0,44	
свежее	0,14	0,12	0,38	0,28	0,26	0,11
сухое	0,15				0,30	0,66

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.

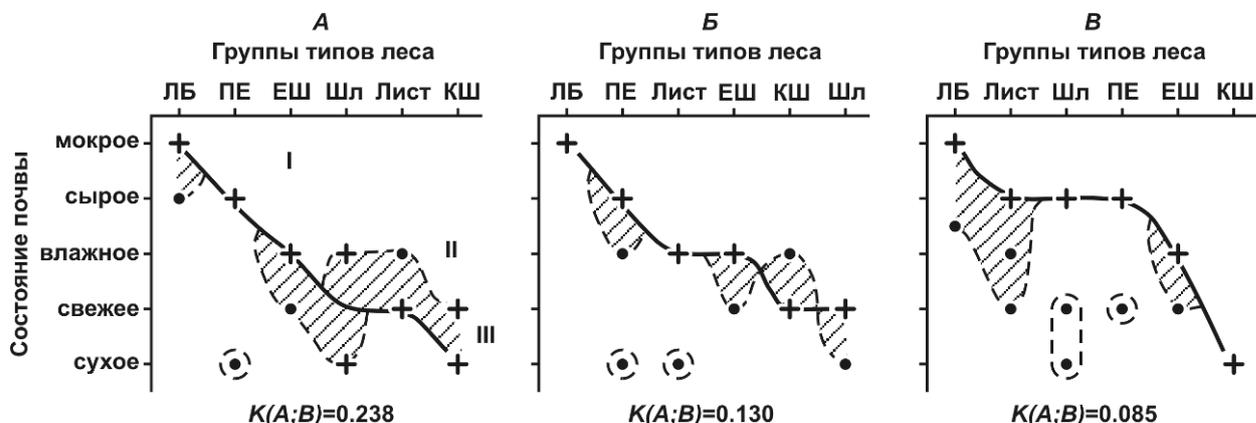


Рис. 6.2. Экологические ниши групп типов леса в пространстве влажности горизонтов почвы A_0 (А), A_1 (Б) и В (В)

Условные обозначения: I–III – три уровня увлажнения почвы; остальные обозначения те же, что и на рис. 4.5

Узость гидроэдафических ниш горизонтов A_0 и A_1 , состоящих преимущественно из доминирующих областей, указывает на достаточно высокую чувствительность лесных сообществ к указанным весьма грубым изменениям влажности верхних горизонтов почвы. Особенно сильны связи по лесной подстилке ($K(A;B) > 0,23$), которая, таким образом, обладает наиболее высоким гидроэкологическим градиентом и следовательно может быть использована как один из основных предикторов в локальных ландшафтно-экологических прогнозах. При этом фитоценологические взаимопереходы по влажности лесной подстилки наиболее отчетливо бу-

дуг выражены между лесами ангаридской и охотсткой флор, с одной стороны, и сообществами флор маньчжурских, – с другой. Значимыми могут оказаться также взаимные переходы лесов следующих флор: Ан ↔ МО, Ан ↔ МА, ОК ↔ МО, ОК ↔ МС, ОК ↔ Мм и ОК ↔ Мк. Гораздо более проблематичной станет гидрогенная фитоценотическая трансформация в бинарных связках Мм ↔ Мк, Мм ↔ МА, МО ↔ МА и МО ↔ Мм.

В отличие от верхних слоев почвы, в иллювиально-метаморфическом горизонте В большинство типов леса имеют менее определенные гидроэдафические ниши, с широким диапазоном влажности и с анклавами – от сырой категории до свежей и сухой. Только переувлажненные лиственничные мари и сухие кедровники образуют два контрастных «полюса» влажности почвы. По-видимому, лесные сообщества достаточно толерантны к изменениям влажности в горизонте В почвы.

В целом по всей почвенной толще «размытые» части гидроэдафических ниш обращены в сторону меньшей влажности по отношению к своим доминантам. Это указывает на то, что фитоценологические смены лесного покрова могут быть наиболее значимыми и устойчивыми при гумидизации климата, между тем как к аридному сигналу лесные сообщества в ранге типов леса должны проявить более высокую толерантность, с тем или иным смещением экологического доминанта ниши в пределах ее «размытой» части.

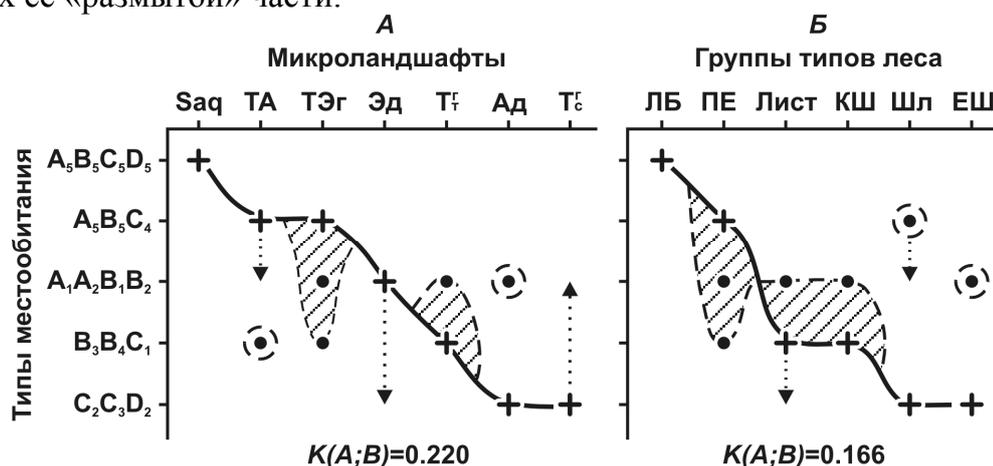


Рис. 6.3. Бинарная ординация микроландшафтов и групп типов леса по типам местообитания (расшифровку см. в тексте, гл. 5)
Условные обозначения те же, что и на рис. 4.5

Сочетания механического состава (трофности) и влажности почв определяют соответствующие *типы местообитания* (лито-гидроэдафотопы). Данный признак достаточно четко распределен по микроландшафтам и оказывает наиболее значимое влияние на группы типов леса (см. рис. 4.1). Оптимальные условия лесопроизрастания, создающиеся наиболее богатым (средне- и тяжелосуглинистым и глинистым) субстратом со слабым и умеренным увлажнением, создаются на солнцепечных и нейтральных горных склонах, а также в аккумулятивных долинных местоположениях. В этих условиях доминируют не только широколиственные, но и что следует подчеркнуть – елово-широколиственные леса (рис. 6.3). Таким образом, смешение маньчжурской и охотской флор, с образованием буферных лесных сообществ, происходит в наиболее оптимальных условиях местообитания как на горных склонах, так и в долинах рек.

Трансэлювиальные горные и трансаккумулятивные предгорные микроландшафты, наоборот, отличаются в целом наименее благоприятными лито-гидроэдафотопами (сырые, реже свежие и сухие супеси и пески), правда, с анкла-

вами более богатого субстрата (легкие суглинки). Эти местообитания заняты почти исключительно аянскими пихто-ельниками. Плакорные микроландшафты (Эд местоположения) имеют достаточно разнообразный набор условий местообитания – от сухих и свежих песков и супесей до сырых легких суглинков и влажных глин, что и предопределило соответствующий широкий спектр типов леса, занимающих долинны плакоры (см. главу 4).

Интересно отметить, что наименее благоприятные по теплоэнергетическим ресурсам микроландшафты теневых горных склонов характеризуются относительно удовлетворительным качеством местообитания: здесь доминируют влажные и сырые супеси и даже сухие и свежие суглинки. Эти лито-гидроэдафотопы предоставляют своего рода компенсацию за недостаток тепла произрастающим здесь кедрово-широколиственным лесам и лиственничникам.

6.3. Оценка эдафического увлажнения лесов. Такая оценка проведена по экологическим группам напочвенного покрова. Бинарная ординация флористических фратрий и типов леса по данному фактору дала высокие нормированные коэффициенты сопряженности (рис. 6.4). Это позволило установить для лесов различных фратрий следующие доминирующие категории эдафического увлажнения:

а) мезофильная и мезо-ксерофильная – для мезофитных кедрово-широколиственных лесов;

б) ксерофильная и ксеро-мезофильная – для ксерофитных кедрово-широколиственных лесов с дубом;

в) мезо-гигрофильная и гигрофильная – для лесов охотской флоры как «ядра» умеренно и повышенно влажной экологической группы травостоя;

г) смесь ксеро-, мезо- и гигрофильной, реже мезо-гигрофильная – для лиственничников и лиственничных марей ангаридской фратрии, а также смешанных лесов фратрии буферной маньчжурско-ангаридской.

В целом выделенные нами по породному составу древостоев и дополнительно по видовому составу подлеска мезофитные и ксерофитные типы маньчжурской флоры хорошо согласуются с экологическими группами травостоя. Характерно также, что в лесах маньчжурско-ангаридской и ангаридской флористических фратрий (главным образом в лиственничниках, с участием широколиственных пород) широко представлена смесь мезо- и ксерофильных видов напочвенного покрова (в виде вечнозеленых кустарничков), а также гигрофитов (сфагнума, осок и др.).

Интересен гидроэдафический дуализм елово-широколиственных лесов (см. рис. 6.4 А), обусловленный различными почвенно-геоморфологическими условиями, при которых произошло смешение маньчжурской и охотской флор. В предгорьях (на высотах 40–110 м абс.) на аккумулятивных геотопах, с рыхлыми и влажными озерно-аллювиальными отложениями, формируется мезо-гигрофильный вариант этой маньчжурско-охотской фратрии (рис. 6.5, А). Травостой в этих лесах, приуроченных главным образом к тенистым пологим склонам, оказываются более гигрофильным, чем в исходные для них гигро-мезоморфных пихто-ельниках базовой охотской фратрии, располагающейся в средней и верхней полосах низкогогорья (в интервале высот 200–300 до 550–650 м) на склонах разных экспозиций. Элементы же маньчжурской флоры приходят сюда снизу – из соседних супераквальных широколиственных лесов с мезо-гигрофильным травостоем на свежих почвах (см. рис. 6.5 Б).

Второй, ксеро-мезофильный вариант елово-широколиственных сообществ формируется в нижней полосе низкогогорья (высоты 190–310 м), где так же преобла-

дают свежие почвы на конгломератах и брекчиях. Здесь процесс смешения маньчжурской ксеро-мезофильной и охотской флор происходит на транзитных и трансаккумулятивных геотопах, тоже на теневых и нейтральных склонах, но с повышенной крутизной (до 15–20° и более), обеспечивающей хороший дренаж и соответственно более высокую ксероморфность данного варианта буферной маньчжурско-охотской фратрии.

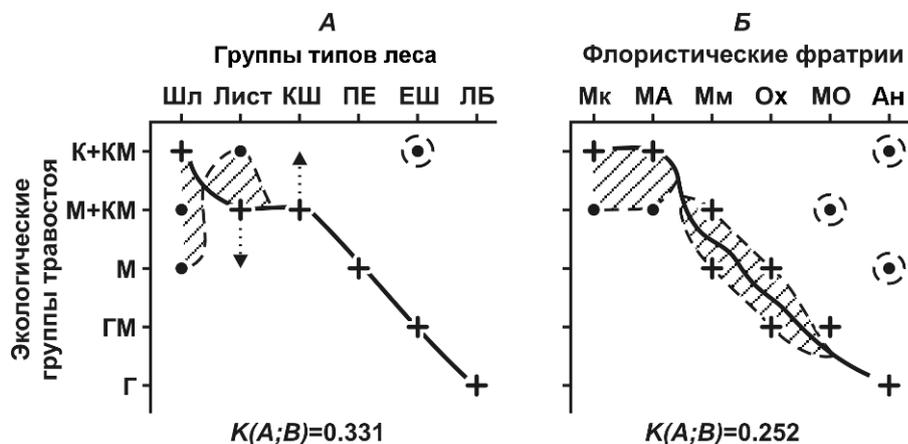


Рис. 6.4. Бинарная ординация групп типов леса и флористических фратрий по фактору эдафического увлажнения

Условные обозначение те же, что и рис. 4.5

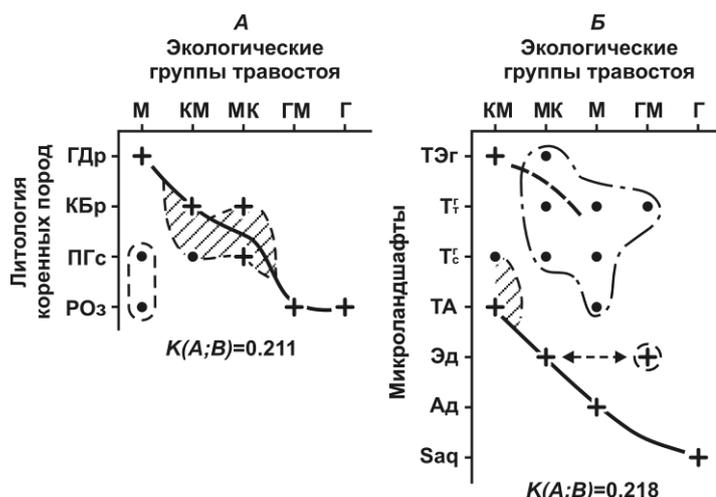


Рис. 6.5. Бинарная ординация эдафического увлажнения по литологии коренных пород и микроландшафтам, а также групп типов леса по эдафическому увлажнению

Условные обозначения см. в Примечании к табл. 5.4 и на рис. 4.5

Далее были получены значимые связи экологических групп травостоя с влажностью лесной подстилки и гумусового горизонта почвы (табл. 6.5). Эти связи, во-первых, подтвердили объективность выделенных нами (несомненно грубых) категорий влажности почвы, а во-вторых, – показали, что по экологическим группам напочвенного покрова можно судить о степени ксероморфности-гидроморфности лесного сообщества в целом (неопределенным остается лишь разграничение ГМ и МГ категорий экологических групп по влажности почвы). Оба этих эмпирических вывода представляются весьма важными для количественных оценок гидроэдафотопов как узлового промежуточного звена воздействия климатической системы на лесные насаждения и типы леса различных флористических фратрий в условиях Приамурской субпацифики. Тем самым открывается возможность применения для

этих условий разработанных нами (Коломыц, 2003, 2005, 2008) численных методов локального и регионального ландшафтно-экологического прогнозирования.

Таблица 6.5

Экологические ниши эдафического увлажнения в пространстве состояний влажности лесной подстилки и гумусового горизонта почвы

Состояние почвы	Горизонт А ₀ почвы ($K(A;B) = 0,134$)					Горизонт А ₁ почвы ($K(A;B) = 0,115$)				
	Г	ГМ	М	КМ	МК	Г	ГМ	М	КМ	МК
Мокрое	0,75					0,67				
Сырое	0,25	0,51				0,33	0,36			
Влажное			0,73	0,42			0,14	0,59	0,40	
Свежее		0,20	0,15	0,34	0,44		0,26	0,27	0,31	0,32
Сухое		0,29	0,12	0,24	0,56		0,24	0,14	0,29	0,68

Примечание. Экологические группы напочвенного покрова: Г – гигрофиты; ГМ – гигро-мезофиты; М – мезофиты; КМ – мезофиты + ксеро-мезофиты; МК – ксерофиты + ксеро-мезофиты. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.

6.4. К возможным экологическим последствиям изменений климата. Наиболее эффективное разрушительное воздействие неблагоприятных для кедровых и пихтово-еловых лесов изменений климата приходится на стадию их перестойности, когда и происходят скачкообразные перерывы в развитии этих древостоев. «Достаточно слабого толчка извне, чтобы <...> в спелом или перестойном древостое началось диффузное отмирание деревьев» (Колесников, 1956, с. 126), процесс которого может происходить очень быстро – в течение 2–5 лет. На окраинно-материковой части Юга Дальнего Востока имели место в прошлом и могут наблюдаться в будущем три таких гидро-климатических сигнала: 1) усиление осенне-зимних ветров, вызывающее ветровалы; 2) непериодические сильные засухи, приводящие к «усыханию» перестойных хвойных древостоев (с массовым размножением короедов); 3) столь же сильные наводнения, которые разрушают надпойменные террасы с долинными кедровниками и включают их в пойменный режим, с длительным затоплением, что весьма неблагоприятно для произрастания кедра. Лиственные древостои в этом отношении гораздо более устойчивы, поэтому при подобных климатических сигналах быстро замещают прежде господствовавшее ранее поколение кедра, особенно если оно достигло стадии своего отмирания (Колесников, 1956).

Исходя из этого, можно предположить, что если произойдут изменения климата в сторону усиления летних засух (глобальное потепление) и/или активизации зимнего муссона, то это может привести к возникновению обширных «очагов» деградации и разрушения кедровых и пихтово-еловых лесов, в первом случае преимущественно во внутренних горно-долинных районах Нижнего Приамурья и Приморья, а во втором, – на побережье Японского моря (по «ветробойным склонам» и «ветродуйным долинам», по терминологии местных жителей).

На стадиях спелости и перестойности коренных сомкнутых кедровых и пихтово-еловых древостоев нижние ярусы леса развиты сравнительно слабо; характерно их пятнистое расположение по «окнам» лесного полога, с преобладанием теневыносливых растений небольшой высоты. Отсутствие заметных следов эрозии хорошо задернованной почвы указывает на возможность развития в этих фитоценологических условиях полнопрофильных зональных почв до стадии IV – относительно

равновесного состояния (по: Поливанов, 1984). При этом в гор. А₂ развиваются наиболее яркие выраженные признаки подзолообразования (Колесников, 1956).

В процессе же катастрофического разрушения хвойных древостоев при негативных климатических сигналах (см. выше) усиливаются позиции лиственных пород, быстро выходящих в верхний ярус леса и замещающих кедр, ель и пихту. Одновременно начинается буйное развитие нижних ярусов, сопровождаемое увеличением их флористического богатства и переходом к преобладанию светлюбивых нитрофильных форм, образующих в напочвенном покрове густое высокотравье с папоротниками, а в подлеске труднопроходимые заросли, перевитые лианами (см. рис. 2.2). Этому способствуют, во-первых, поступление в почву большого количества органического вещества от поступающей массы отмершей древесины (Колесников, 1956), а во-вторых, – обострившиеся (ввиду изреживания древостоя) эрозионно-денудационные процессы, которые «омолаживают» почву и благоприятствуют поступлению из более глубоких слоев коры выветривания свежих порций минерального питания растений. Смена кедровников лиственными древостоями сопровождается также усилением дерновых процессов – развитием гумусового гор. А₁, при ослаблении подзолообразования.

Описанный биогеоценотический процесс означает обрыв естественного чередования возрастных стадий коренных кедровых и елово-пихтовых лесов в свойственных им условиях местообитания и переход к демулационной (восстановительной) динамике производных (вторичных) лиственных сообществ – мелко- и широколиственных (березняков, осинников, дубо-липняков и др.). Таковой, по-видимому, может быть общая картина экзогенных преобразований кедровых и елово-пихтовых лесов при отмеченных выше экстремальных климатических изменениях.

7. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

7.1. Вводные замечания. Структурные характеристики ландшафтной организации Приамурского бореального экотона необходимо дополнить функциональными параметрами, главными из которых, с позиций ландшафтной экологии и геофизики ландшафта (Арманд, 1967; Нэф, 1968; Сочава, 1978 и др.), являются показатели внутреннего оборота органического вещества в гео(эко)системах. Биогенная миграция вещества складывается из двух ветвей метаболизма – биогенной аккумуляции как восходящей ветви и разложения органического вещества как ветви нисходящей (Перельман, 1975). В первом приближении малый биологический круговорот может быть охарактеризован дискретными параметрами автотрофного биогенеза, по (Глазовская, 1988) – запасами различных живых фитомасс и первичной биологической продуктивностью. Эти параметры служат выходными характеристиками биогеохимического круговорота (Базилевич, Родин, 1969; Перельман, 1975; Гусев, 1990) и в них выражена эффективность использования фитоценозами ресурсов абиотической среды (Утехин, 1977; Герасимов, 1985).

7.2. Пространственная дифференциация параметров автотрофного биогенеза

7.2.1. Фитомассы

По таксономическим нормам запасы фитомасс на Дальневосточной ветви бореального экотона Евразии (табл. 7.1) значительно уступают аналогичным запасам

на границе подтайги и широколиственных лесов Восточноевропейской части экотона (табл. 7.2). Для хвойных лесов имеем более чем двукратный разрыв по всем трем параметрам фитомасс. Эта существенная разница в целом укладывается в общую тенденцию последовательного снижения производительности лесного покрова в направлении с запада на восток по Евразийскому континенту (Базилевич, 1993; Базилевич, Титлянова, 2008). Так, общие запасы живой органики (*BC*) в хвойных и широколиственных лесах Чехии и Беларуси составляют соответственно 225 и 335 т/га, в подтайге Валдайской и Смоленско-Московской возвышенностей – от 210–240 до 310–330 т/га. В южной тайге и северной лесостепи Западной и Средней Сибири значения *BC* равны около 320 и 255 т/га, а в тех же зональных условиях Средней Сибири снижаются до 164 и 120 т/га. Наконец, в хвойных, смешанных и широколиственных лесах Северо-Восточного Китая, Российского Приамурья и о. Хоккайдо общие запасы фитомассы в среднем не превышают 215, 240 и 130 т/га.

По областям доминирования и таксономическим нормам максимальными запасами древесины, а также надземной и общей живой фитомассы отличаются Нижнеамурские микроландшафты солнцепечных и нейтральных горных склонов, а также плоских гребней хребтов (см. рис. 7.1, табл. 7.4). Здесь встречаются своими «размытыми» частями ниш различные группы типов леса: кедрово- и пихтово-широколиственные и пихтово-еловые, – относящиеся к одной буферной маньчжурско-охотской фратрии (см. рис. 5.4 *A* и *B*).

Таблица 7.1

Таксономические (средневзвешенные) нормы различных фитомасс в лесах Комсомольского заповедника (т/га)

Фитомасса	Группы типов леса					
	широколиственная	кедрово-широколиственная	елово-широколиственная	пихтово-еловая	лиственничная	лесоболотная
надземная скелетная, <i>BS</i>	98,52	255,96	128,62	120,35	111,94	37,00
общая зеленая, <i>BV</i>	7,06	9,18	10,72	8,70	4,46	2,63
общая надземная + подземная, <i>BC</i>	139,20	361,60	204,09	140,6	142,3	52,40

Доминирующие запасы *BS* (более 265 т/га) составляют 73% случаев, а вероятность преобладающих значений *BC* > 320 т/га составляет 63%. На солнцепечных склонах наибольшего развития получает также ярус подроста и подлеска (с вероятностями экологических доминантов и «размытых» частей ниши соответственно 38% и 29%). В ТЭг же микроландшафтах, наоборот, максимальных значений достигают доминант (более 2,8 т/га) и таксономическая норма массы травянистых, благодаря чему создается наибольшая общая зеленая масса (см. табл. 7.1). Здесь доминирующая область *BC* превышает 185 т/га, с вероятностью 46%. Впрочем на фоне этих максимумов нередки и более умеренные значения общей живой фитомассы (до 200–250 т/га, а на гребнях хребтов – даже значения *BC* ≤ 50–85 т/га).

На теневых склонах низкогорий, занятых главным образом пихтово-еловыми и елово-широколиственными лесами (спорадически – лиственничниками) охотской и в меньшей степени маньчжурско-ангаридской флоры, недостаток летнего тепла в

1,5 раза снижает запасы древесины (см. рис. 7.1 А и табл. 7.1) и в такой же степени массы травостоя (до 0,29 т/га и менее), а также надземной и общей фитомассы (см. рис. 7.1 Б, В). Зеленая масса подлеска и подроста занимает не более 3–7% от общей зеленой массы леса. Все это говорит о том, что *лимитирующим фактором продуктивности лесов Приамурского бореального экотона является теплообеспеченность*. Дополнительным позитивным фактором склонов южной и юго-западной экспозиций является их повышенная атмосферная увлажненность, обусловленная благоприятной ориентировкой по отношению к влагонесущим воздушным массам (см. выше, главу 4).

Таблица 7.2

Таксономические нормы различных фитомасс в лесах Приокско-Террасного заповедника (т/га)

Фитомасса	Группы типов леса (типы локальных местоположений)					
	сосновые леса с березой (Э, ТЭ)	еловые и сосново-еловые леса (Э, ТЭ)	сосново-липово-дубовые леса (Э–ТА)	липово-березовые леса (ТЭ, Т)	ельники и сосново-еловые леса (ТА)	хвойные и мелколиственные заболоченные леса (Саг)
надземная скелетная	237,97	246,87	310,18	212,08	252,01	116,25
общая зеленая	12,48	9,78	11,54	9,07	12,09	8,18
общая надземная + подземная	312,47	342,47	409,23	294,95	322,99	164,60

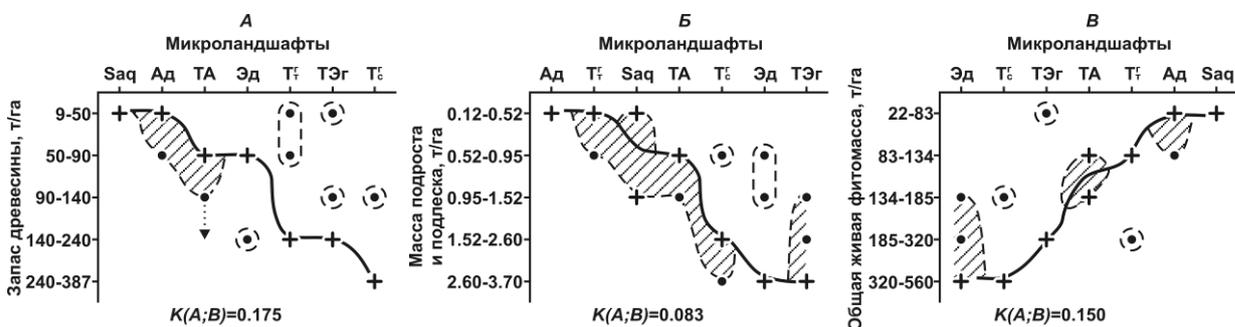


Рис. 7.1. Бинарная ординация микроландшафтов в пространстве различных параметров фитомасс
Условные обозначения те же, что и на рис. 4.5

Близкие к микроландшафтам теневых горных склонов по низким значениям указанных параметров находятся ТА, А и Саг ландшафты предгорий и малых речных долин, где наряду с пихто-ельниками и лиственничниками встречаются долинские кедровники Мм флоры, а также березняки и лиственничные мари флоры ангаридской (см. рис. 5.4, А–В). Особенно резко падают таксономические нормы запаса древесины (см. табл. 7.3 и 7.4). Здесь уже лимитирующим фактором становятся не летние тепловые ресурсы (долины летом хорошо прогреваются), а избыток почвенно-грунтового увлажнения совместно с глубоким зимним промерзанием.

Таковы два крайних «полюса» (оптимальный и пессимальный) низкогорно-равнинных ландшафтов Приамурского бореального экотона по запасам живого органического вещества. В обоих случаях внешние гидротермические факторы оказывают решающее влияние на функционирование лесных биогеоценозов, создавая

однотипный характер структуры фитомасс, но по существу подавляя какую-либо саморегуляцию продукционного процесса в пессимальных условиях.

Более сложную картину дают элювиальные (плакорные) природные комплексы предгорных равнин, где господствуют широколиственные, а также кедрово-елово-широколиственные леса маньчжурских и маньчжурско-охотской флор. Эта группа микроландшафтов занимает промежуточное положение между указанными «полюсами». Невысокие запасы древесины и в целом скелетной фитомассы (см. табл. 7.1), с вероятностью значений массы древесины $BW \leq 90$ т/га около 35–40%, указывают на недостаточно благоприятные биоклиматические условия для древесной растительности на возвышенно-равнинных местоположениях. В отличие от них на плоских гребнях хребтов параметры BW и BS достигают оптимальных значений.

Таблица 7.3

Таксономические нормы фитомасс (т/га) в лесах различных флористических фратрий

Фитомассы (см. в тексте, гл. 4)	Флористические фратрии					
	Мм	Мк	МО	Ох	МА	Ан
BW	95,10	122,60	251,18	131,75	79,10	70,70
BS	110,13	138,35	279,21	139,98	92,10	67,61
BB	1,33	2,42	2,14	1,31	0,68	1,56
BG	0,66	0,58	2,29	2,34	0,47	1,51
BV	6,12	9,24	11,27	10,85	4,74	3,31
BL	121,06	153,02	284,78	136,88	91,00	81,96
BC	140,30	197,36	330,04	170,42	124,68	96,94

Таблица 7.4

Таксономические нормы фитомасс (т/га) в лесах различных микроландшафтов

Фитомассы (см. в тексте, гл. 4)	Микроландшафты						
	ТЭГ	Т ^Г _Т	Т ^Г _С	ТА	Эд	Ад	Саг
BW	200,91	115,10	200,03	94,95	109,00	94,80	30,00
BS	221,92	131,72	222,60	111,94	126,09	112,50	37,00
BB	0,46	0,66	2,39	0,75	2,21	1,69	0,74
BG	2,15	1,08	1,28	0,97	2,21	0,63	0,75
BV	11,76	7,89	7,24	6,16	8,53	3,81	2,63
BL	207,68	126,22	201,56	112,00	195,62	104,80	40,00
BC	217,70	148,82	210,65	130,03	205,49	124,47	52,40

В этих субпессимальных условиях лесные сообщества приобретают определенную *адаптивную структуру*, по терминологии (Утехин, 1977), которая восполняет потерю древостоями запасов фитомассы. Такая адаптация выражается в увеличении (по сравнению с пессимальными микроландшафтами) продуктивности почвенного покрова (до 0,95–2,80 т/га и более), а также в развитии кустарникового яруса с соответствующим повышением его производительности (см. рис. 7.1 Б; табл. 7.1).

Таблица 7.5

Нормированные частные коэффициенты связи надземной живой фитомассы (BL) с микроландшафтами Комсомольского заповедника

Надземная фитомасса, т/га	Микроландшафты						
	Saq	Ад	T ^r _T	ТА	ТЭг	Эд	T ^r _c
13–66	1,00	0,42	0,29		0,33	0,11	
66–110		0,38	0,26	0,55		0,20	
110–158			0,15	0,30	0,17	0,23	0,30
158–250		0,21	0,29	0,15	0,50	0,11	0,10
250–458						0,34	0,60

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.

Обильный подлесок дает также существенную долю зеленой массы и массы корней.

По зеленой массе доля подлеска и подроста в долинных кедровниках с примесью лиственницы возрастает до 20–25%, а в елово-широколиственных лесах буферной маньчжурско-охотской флоры достигает 60–65% и более. В результате по надземной и общей живой фитомассе плакорная долинная группы микроландшафтов приближаются к ландшафтам солнцепечных склонов (см. табл. 7.5, рис. 7.1 В), с вероятностью доминанта $BC \geq 320$ т/га около 34%.

7.2.2. Продуктивность. Лесные сообщества Приамурского бореального экотона обладают в целом более низкой продуктивностью, чем аналогичные леса восточноевропейской ветви экотона (табл. 7.6 и 7.7), хотя эта разница не столь велика, как в отношении самих фитомасс (см. выше). Для сравнения также отметим, что по всему бореальному экотону Евразии суммарная нетто-продукция (PC) не имеет сколь-нибудь резко выраженного нисходящего западно-восточного тренда. В хвойных и широколиственных лесах Дании, Чехии и Беларуси $PC = 9,7 - 13,5$ т/га год, в южной тайге и северной лесостепи Западной и Средней Сибири – 7.1–13.0 т/га год, а в хвойных, смешанных и широколиственных лесах Маньчжурии, Среднего Приамурья и о. Хоккайдо – соответственно 6,0, 9,0 и 10,8 т/га год (Базилевич, Титлянова, 2008). Более ранние расчеты показывали (Сочава, 1977), что дальневосточные леса обладают даже более высокой продуктивностью (8–10 т/га·год и более) по сравнению с лесами Западной и Восточной Сибири 6–8 т/га·год).

Столь явно выраженные «ножницы» в соотношениях общей и парциальной нетто-продукции, с одной стороны, и соответствующих фитомасс, – с другой, между лесными сообществами Приамурской субпацфики и аналогичными фитоценозам Восточноевропейской палеопацфики заставляют полагать, что равнинные и низкогорные леса Нижнего Приамурья имеют в среднем более молодой возраст, чем их внутриконтинентальные зонально-климатические аналоги. При этом структура самого автотрофного биогенеза в обоих случаях остается сходной: большая часть нетто-продукции приходится на зеленую массу и меньшая часть – на скелетную. Исключение составляют лишь лиственничники, где обе части соразмерны.

Флористические фратрии имеют весьма большой разброс значений продуктивности лесов, поэтому для годичного прироста скелетной массы (PS) параметр $K(A;B)$ остается низким (рис. 7.2 А). У малопродуктивных в целом лесов ангаридской и охотской флор (таксономическая норма $PC \approx 2,6$ т/га·год) наряду с областями доминирования имеется множество анклавов, указывающих на более чем 20-процентные отклонения параметра PS в сторону его крайне высоких значений. Леса же наиболее продуктивной в целом маньчжурской ксерофильной флоры (см. табл. 7.8) имеют два «полярных» оптимума продуктивности. Причина состоит, по видимому, в том, что представители различных флор достаточно широко распространены в низкогорной Приамурской субпацфике и адаптировались к различным

местообитаниям, которые обуславливают им неодинаковую и весьма контрастную производительность.

Таблица 7.6

**Таксономические нормы различных параметров продуктивности лесов
Комсомольского заповедника (т/га год)**

Продукция	Группы типов леса					
	широко- листвен- ная	кедрово- широко- лиственная	елово- широко- лиственная	пихтово- еловая	листвен- ничная	лесо- болотная
надземной скелет- ной массы, <i>PS</i>	2,77	2,58	2,51	2,39	4,16	0,68
зеленой массы тра- востоя, <i>PG</i>	0,71	0,49	3,37	0,92	1,28	0,74
общей зеленой массы, <i>PV</i>	5,25	6,36	5,36	2,93	4,02	2,68
общей массы (над- земной + подзем- ной), <i>PC</i>	8,07	9,52	8,10	6,02	8,57	3,45

Таблица 7.7

**Таксономические нормы различных параметров продуктивности лесов
Приокско-Террасного заповедника (т/га · год)**

Продукция	Группы типов леса (типы локальных местоположений)					
	сосновые леса с бе- резой (Э, ТЭ)	еловые и сосново- еловые леса (Э, ТЭ)	сосново- липово- дубовые леса (Э- ТА)	липово- березовые леса (ТЭ, Т)	ельники и сосно- во-ело- вые леса (ТА)	хвойные и мел- колиственные заболочен-ные леса (Саг)
надземной ске- летной массы	3,66	5,46	3,64	5,07	3,48	2,39
зеленой массы травостоя	3,37	0,36	0,64	0,78	1,22	6,74
общей зеленой массы	7,24	10,43	5,39	7,38	4,41	8,35
общей (над- земной + под- земной)	12,66	11,51	14,21	12,44	9,29	12,19

Гораздо отчетливее выражена связь прироста скелетной массы с группами типов леса (рис. 7.3 Б, табл. 7.6), причем экологические ниши здесь представлены в основном своими экологическими доминантами. Это позволяют расположить лесные сообщества в следующий ряд продуктивности (в порядке ее возрастания). Горные аянские пихто-ельники и равнинные лиственничные мари отличаются минимальной производительностью ($PS = 0,4-1,0$ т/га·год), хотя среди первых встречаются сообщества со средним и даже высоки годичным приростом скелетной фитомассы. Сравнительно низкой продуктивностью отличаются также широколиственные леса маньчжурской ксерофильной флоры, с дубом ($PS = 1,0-3,2$ т/га·год). Далее идут елово- и кедрово-широколиственным леса с экологическим доминантами параметра *PS* соответственно до 3,2 и 4,4 т/га·год. Наконец, максимальный годичный прирост скелетной фитомассы (до 6,5 т/га·год и более) свойствен лиственничникам буферной маньчжурско-ангаридской фратрии.

По экологическим доминантам общей годичной продукции *PC* лесные сообщества различных флористических фратрий располагаются в следующий ряд (табл. 7.8): Охотские пихто-ельники ($\leq 5,0$ т/га·год) → Мм кедрово-широколиственные леса (6,5–9,0 т/га·год) → МА лиственничники (9,0–11,0 т/га·год) → МО елово-широколиственные и Мк широколиственные с дубом леса (11,0–13,8 т/га·год).

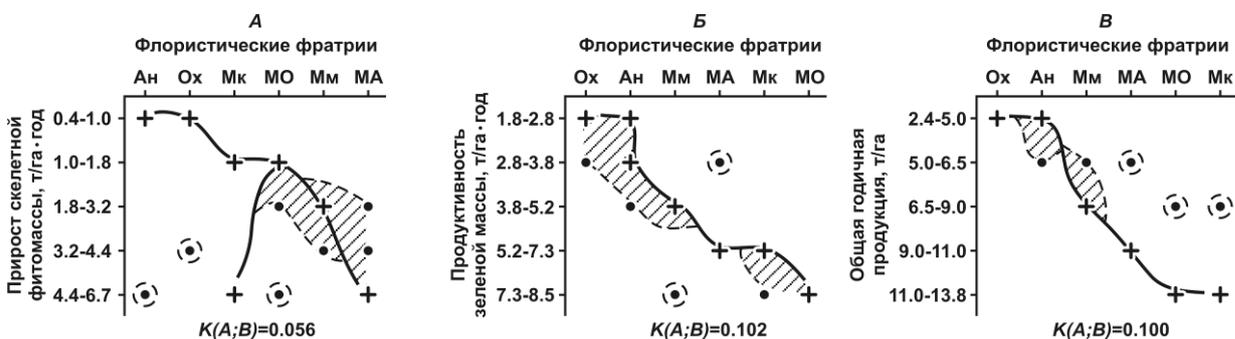


Рис. 7.2. Экологические ниши флористических фратрий в пространстве различных параметров продуктивности лесов

Условные обозначения те же, что и на рис. 4.5

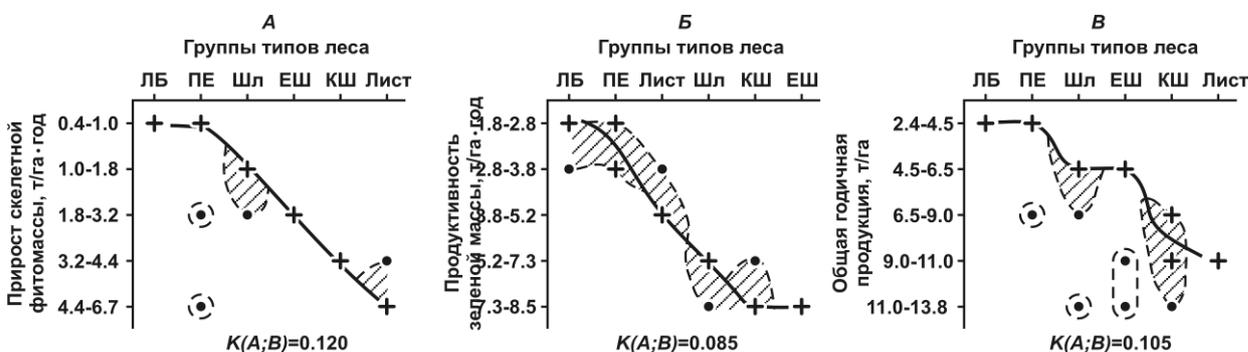


Рис. 7.3. Экологические ниши групп типов леса в пространстве различных параметров продуктивности лесов

Условные обозначения те же, что и на рис. 4.5

Таблица 7.8

Нормированные частные коэффициенты связи общей годичной продукции с флористическими фратриями и группами типов леса

Общая продукция, т/га·год	Флористические фратрии ($K(A;B) = 0.154$)						Группы типов леса ($K(A;B) = 0.105$)					
	Мм	Мк	МО	Ох	МА	Ан	Шл	КШ	ЕШ	ПЕ	Лист	ЛБ
2,4–5,0	0,14		0,14	0,51		0,44	0,11			0,50	0,14	1,00
5,0–6,5	0,26	0,14	0,12	0,15	0,26	0,26	0,30	0,10	0,55	0,11	0,13	
6,5–9,0	0,29	0,32	0,27	0,17		0,15	0,22	0,33		0,25	0,14	
9,0–11,0	0,14	0,16		0,17	0,58	0,15	0,11	0,33	0,21		0,43	
11,0–13,8	0,17	0,37	0,47		0,17		0,26	0,25	0,24	0,14	0,16	

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.

Флористические фратрии и типы леса создают определенную дифференциацию параметров первичной продуктивности по микроландшафтам экспериментального полигона. По древесине и скелетной фитомассе наиболее продуктивны ТЭ вершинные микроландшафты и транзитные геокомплексы солнцепечных и нейтральных склонов (табл. 7.9, рис. 7.4 А), с вероятностью 52–58% доминанта $PS = 3.2–6.7$ т/га·год (об аномально высоких значениях PS и PV в предгорных ТА ландшафтах речь пойдет ниже). В отношении же общей продуктивности фитобиоты они занимают второе место после плакорных долинных микроландшафтов. По-

следние совместно с аккумулятивными природными комплексами имеют средние значения производства скелетной массы (средневзвешенная норма – 2,4–2,6 т/га·год). Однако по общей продуктивности лесов плакорные ландшафты выходят на первое место: норма $PC = 9,82$ т/га·год, а вероятность доминирующей области 11.0–13.8 т/га·год составляет около 48%. Это обусловлено упомянутым выше эффектом структурно-функциональной адаптации – аномальным развитием травяного и кустарникового ярусов и значительному росту нетто-продукции зеленой массы (в норме свыше 6,3 т/га·год). Наименее производительны леса теневых склонов и особенно переувлажненных супераквальных местоположений (см. табл. 7.9).

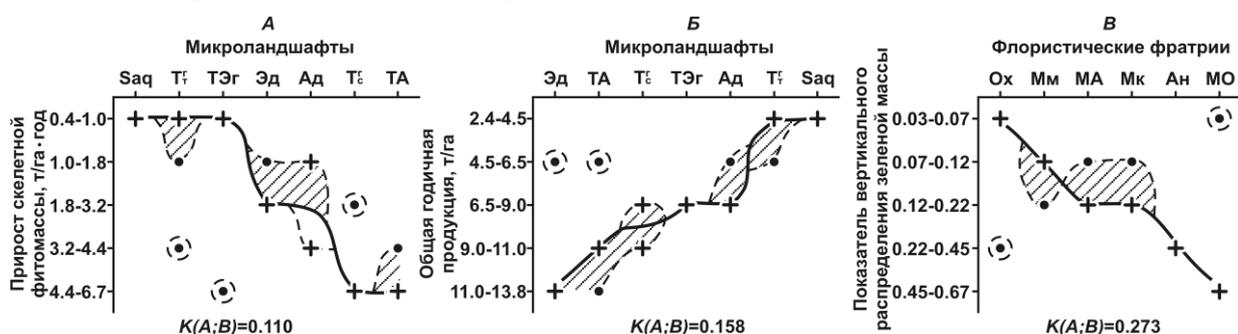


Рис. 7.4. Экологические ниши микроландшафтов и флористических фратрий в пространстве параметров продуктивности лесов и вертикального распределения зеленой массы

Условные обозначения те же, что и на рис. 4.5.

Таблица 7.9

Таксономические нормы продуктивности (т/га·) и комплексных параметров автотрофного биогенеза в лесах различных микроландшафтов

Параметры (см. в тексте)	Микроландшафты						
	ТЭг	Т _Т	Т _С	ТА	Эд	Ад	Saq
PS	2,80	2,01	2,64	4,49	2,36	2,60	0,68
PV	5,85	3,32	4,90	4,94	6,31	3,57	2,68
PC	8,39	5,98	7,29	9,54	9,82	6,14	3,45
KE	0,033	0,059	0,039	0,085	0,054	0,056	0,095
KR	0,027	0,028	0,024	0,039	0,042	0,025	0,099
KA	0,46	0,33	0,33	0,37	0,48	0,39	0,28
$(ИКС) \cdot 10^{-2}$	0,042	0,142	0,060	0,193	0,101	0,109	0,250

Следует отметить, что запасы той или иной категории фитомасс далеко не всегда соответствуют годичной продукции этой категории. Так, леса ТА микроландшафтов, обладая наибольшим приростом скелетной древесно-кустарниковой массы (см. выше) имеют в итоге сравнительно низкие значения $BS = 62–165$ т/га. В лесах же ТЭ горных ландшафтов, наоборот, господствуют повышенные запасы скелетной фитомассы (165–265 т/га, правда, с анклавом $BS \leq 62$ т/га) при доминирующих минимальных значениях их годового производства (см. рис. 8.4 А). Только Э долинны ландшафты отличаются конформностью умеренных значений параметров PS и BS .

Отсутствие повсеместной прямо пропорциональной связи запасов фитомасс и их годичного производства вызвано существенным «шумовым» влиянием важнейшего бонитировочного показателя леса – возраста основных лесообразующих пород.

7.3. Возраст основных лесообразующих пород и продуктивность леса.

Эмпирическая выборка пробных площадей охватывает для каждой категории микроландшафтов, а также флористических фратрий и групп типов леса почти весь диапазон возраста леса – от 25–50 до 200–240 лет. Только маньчжурская мезофильная фратрия не представлена самыми молодыми (25–36 лет) и самыми старыми (140–240 лет) лесами. В выборках леса отсутствуют также маньчжурско-ангаридская флора и лесо-болотные комплексы старше соответственно 60 и 90 лет. В целом же можно говорить об умеренной величине «шумового» эффекта возраста основных лесообразующих пород в ландшафтно-экологических связях структурных и функциональных характеристик лесного покрова территории заповедника.

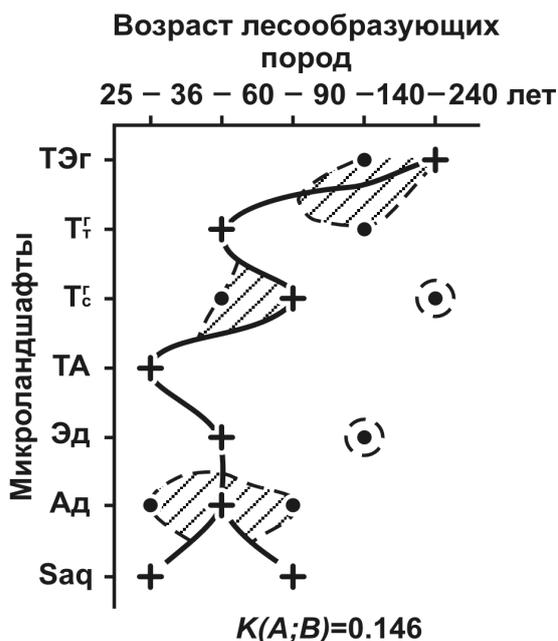


Рис. 7.5. Экологические ниши среднего возраста лесообразующих пород в пространстве микроландшафтов

и перестойные состояния лесов свойственны вершинам и гребням сопок и прилегающим к ним трансэлювиальным склонам. Здесь, по-видимому, лесной покров нарушался меньше всего и находится в наиболее спонтанном режиме.

В экологических нишах флористических фратрий и типов леса по фактору возраста пород доминирующие области выражены слабо, а сами ниши «размыты» (рис. 7.5). Особенно это свойствен молодым и приспевающим сообществам, между тем как в наиболее старовозрастных (более 150 лет) лесах (в кедрово- и еловошироколиственных и пихто-еловых) экологические доминанты проявляются более отчетливо.

Хвойные и смешанные леса охотской и маньчжурско-охотской флор имеют возраст от 90–120 до 200–240 лет и часто находятся в перестойном состоянии. Наиболее старые сообщества имеют хороший подрост ели, пихты, лиственницы, кедра, дуба и ясеня, что гарантирует современную устойчивость данных типов леса. Маньчжурские же мезо- и ксерофильные леса находятся в стадии прогрессивного роста (преобладающий возраст от 60–90 до 120–140 лет). Однако среди них немало как молодняка, с возрастом до 25–35 лет, так и перестойных древостоев.

По данным нашей статистической выборки для Комсомольского заповедника установлены множественные корреляционные связи живых фитомасс (BS и BC) с

Микроландшафты характеризуются также высокой контрастностью преобладающего возраста лесов и значительной вариабельностью возраста в пределах каждого из них, с вероятностью различных возрастных градаций от 25–30% до 43–45%. Дело в том, что лесные сообщества находятся в различных сукцессионных стадиях – восстановительных после пожаров и вырубок и эндозоогенетических в процессе вековых смен поколений древостоев. Наиболее молодые лесные сообщества (в среднем до 60 лет) распространены в предгорьях. Стадии прогрессивного роста и реже перестойности свойственны большинству долинных плакорных (элювиальных) лесов. Молодые леса доминируют и в транзитных горных микроландшафтах, причем на солнцепечных и нейтральных склонах они несколько старше, чем на теневых. Спелые

продуктивностью (соответственно PS и PC) и средним возрастом основных лесообразующих пород (τ). Значимые связи имеют вид линейной множественной корреляции. Для скелетной фитомассы древостоя и подлеска:

$$BS = 29,86 \cdot PS + 1,187 \cdot \tau - 46,05; \quad R = 0,721; \quad R^2 = 0,520.$$

При этом парциальные связи BS с PS и τ незначимы ($R \leq 0,44-0,58$). Значимым оказывается только совместное влияние обоих факторов. Общая живая фитомасса лесного фитоценоза имеет более тесную множественную корреляцию с этими факторами:

$$BC = 21,66 \cdot PC + 1,183 \cdot \tau - 91,86; \quad R = 0,827; \quad R^2 = 0,683.$$

Здесь более четко, хотя и достаточно слабо, выражена парциальная связь BC с PC :

$$BC = 2,522 \cdot PC + 1,061 \cdot PC^2 + 73,72; \quad R = 0,631; \quad R^2 = 0,398.$$

Связь же BC с τ по-прежнему незначима ($R = 0,46$).

Различные соотношения годичной продуктивности леса и возраста лесообразующих пород дают весьма разнообразную картину запасов скелетной древесно-кустарниковой фитомассы и общей живой фитомассы в различных типах леса и по их соответствующим флористическим фратриям. Так, весьма молодыми являются маньчжурско-ангаридские смешанные леса с лиственницей и сами лиственничники (преобладающий возраст не более 60–90 лет, см. табл. 7.10). Поэтому, хотя годичная продукция скелетной массы PS у лиственничников максимальна (до 4,5–6,5 т/га·год), их запасы скелетной массы BS сравнительно малы (не более 150–165 т/га, на фоне общих максимальных значений более 300–450 т/га). И наоборот, перестойные пихтово-еловые леса имеют весьма низкие значения PS ($\leq 1,0$ т/га·год), однако по запасам BS они занимают срединное положение (от 65–100 до 140–165 т/га).

Кедрово-широколиственные леса, будучи в основном приспевающими насаждениями, переходящими в состояние стагнации (в 48% случаев возраст составляет 90–150 лет и более) и имея повышенную годичную нетто-продукцию скелетной массы древостоя и подлеска (3,2 – 4,4 т/га·год), оказываются лесными сообществами с максимальными запасами живой скелетной органики (более 165 т/га, с доминирующей областью 265–435 т/га). Они обладают, таким образом, наиболее результативным эффектом своего функционирования. Напомним, что эти леса относятся не только к маньчжурской мезофильной флористической фратрии, но еще в большей степени – к фратрии буферной маньчжурско-охотской.

Таким образом, леса элювиальных равнинных местоположений (плакоров) Приамурского бореального экотона отличаются как наиболее высокой общей годичной продукцией, так и максимальными значениями суммарной живой фитомассы. Следовательно, используя полученные нами ранее эмпирические обобщения (Коломыц и др. 1993, 2000), можно сказать, что они *обладают наиболее развитыми механизмами адаптивного функционирования*, которые способствуют их выживанию, т.е. позволяют им поддерживать максимально возможный в данных гидро-термических и эдафических условиях общий уровень производства органического вещества.

Таблица 7.10

Нормированные частные коэффициенты связи флористических фратрий и типов леса с возрастом лесообразующих пород

Возраст, лет	Флористические фратрии ($K(A;B) = 0.130$)						Типы леса ($K(A;B) = 0.070$)					
	Мм	Мк	МО	Ох	МА	Ан	Шл	КШ	ЕШ	ПЕ	Лист	ЛБ

25–36	0,25		0,11		0,54	0,28	0,19	0,10	0,21	0,19	0,28	0,50
36–60		0,38		0,16	0,46	0,32	0,22	0,22		0,11	0,47	
60–90	0,37	0,17	0,22	0,28		0,14	0,19	0,20	0,42	0,19		0,50
90–140	0,11	0,45	0,19	0,25		0,26	0,17	0,26	0,38	0,09	0,25	
140–240	0,28		0,48	0,31			0,22	0,22		0,43		

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.

Таблица 7.11

Таксономические нормы продуктивности (т/га·год), комплексных параметров автотрофного биогенеза и среднего возраста лесобразующих пород в лесах различных флористических фратрий

Параметры (см. в тексте)	Флористические фратрии					
	Мм	Мк	МО	Ох	МА	Ан
<i>PS</i>	2,56	2,84	2,82	2,01	4,01	2,38
<i>PV</i>	5,17	6,44	5,63	3,50	4,50	3,26
<i>PC</i>	7,68	9,45	9,08	5,61	9,34	5,62
<i>ПЭЭ</i>	0,050	0,051	0,031	0,034	0,092	0,069
<i>KR</i>	0,036	0,040	0,022	0,021	0,039	0,084
<i>KA</i>	0,39	0,43	0,39	0,31	0,47	0,33
<i>(ИКС) · 10⁻²</i>	0,076	0,088	0,032	0,037	0,250	0,159
Возраст леса, лет	101	83	133	116	39	64

Одним из важнейших условия существования и развития природных экосистем является *сбалансированность процессов продуцирования и разложения растительного вещества* (Одум, 1975; Глазовская, 1981; Герасимов, 1985). Это условие можно косвенно оценить по сочетанию конкретных значений параметров *BC* и *PC*, а также возраста лесобразующих пород для различных групп типов леса. Относительно сбалансированным биологическим круговоротом, с его наиболее высокой интенсивностью, характеризуются мезофильные маньчжурские кедровники, которые, находясь преимущественно в спелом и приспевающем состояниях (48% случаев приходится на возраст более 90 лет), имеют максимальные таксономические нормы запасов суммарной живой органики и максимальную же норму общей нетто-продукции (см. табл. 7.8 и 7.11). Столь же сбалансированный, но существенно замедленный круговорот свойствен перестойным пихто-ельникам охотской флоры (вероятность возраста от 140–240 лет составляет 43%), где параметры *BC* и *PC* имеют минимальные значения. В то же время достаточно молодые маньчжурские ксерофильные широколиственные леса (41% случаев имеют возраст до 60 лет) отличаются явной несбалансированностью биологического круговорота: сравнительно высокие значения суммарной нетто-продукции здесь сочетаются с минимальными запасами живой фитомассы.

Таким образом, в процессе своего развития *лесное сообщество проходит некую логистическую траекторию интенсивности и степени сбалансированности биологического круговорота*. Такая траектория описывает, как известно (Арманд, 1967), эволюцию саморазвивающихся природных экосистем. В молодом и приспевающем состояниях древостоя реализуется экспоненциальная (восходящая) ветвь этой траектории, описывающая функциональную систему с положительной обратной связью. С переходом леса в перестойное состояние происходит перелом кривой развития, с появлением асимптотической ветви, которая символизирует систему с отрицательной обратной связью и характеризует стабилизацию достигнутой

степени сбалансированности метаболизма на фоне определенного снижения его скорости.

7.5. Комплексные параметры автотрофного биогенеза. Количественный анализ функционирования лесных гео(эко-)систем не может ограничиваться рассмотрением отдельных живых фитомасс. Необходима определенная комплексная оценка восходящей ветви биологического круговорота через относительные (безразмерные) параметры, которые могут существенно дополнить картину функциональной организации природных комплексов. В качестве таких интегральных мер в данном исследовании использованы четыре безразмерных параметра – *ПЭЭ*, *KR*, *KA* и *ИКС*.

Параметр $ПЭЭ = PC/BC$ – наиболее широко используемая характеристика структуры и функционирования гео(эко-)систем (Герасимов, 1985), через которую в лесоведении, например, выражают относительный прирост (Базилевич и др., 1986). Это отношение есть мера начальной обеспеченности продвижения органического вещества (и энергии) по всей трофической цепи и, следовательно, мера эффективности «работы» растительного вещества по устойчивому функционированию всей экосистемы. В диапазоне функциональных состояний экосистемы можно выделить три зоны стимулирования ее функций – пессимальный, оптимальный и максимальный (Керженцев, 2001). Поэтому, следуя Ю. Одуму (1986), мы и называем отношение PC/BC показателем экологической эффективности (*ПЭЭ*) автотрофного биогенеза. Согласно концепции биоэнергетики развития экосистем (Одум, 1986), это отношение можно рассматривать также в качестве функционального показателя зрелости лесного сообщества. Поскольку биопродукционный процесс является в значительной мере процессом ландшафтно-геофизическим (Арманд, 1967), то отношение PC/BC можно рассматривать как коэффициент полезного действия (КПД) фитоценоза. Значения этого параметра тем выше, чем больше производится растительного вещества при одной и той же исходной фитомассе.

Частным выражением отношения PC / BC является коэффициент годичного оборота надземной фитомассы *KR* (Крутько и др., 1982) – отношение годичной продукции зеленой массы (+ массы генеративных частей) *PV* к общей надземной фитомассе *BL*. Данный параметр указывает на ту долю общего надземного органического вещества, которая участвует в годовом ее круговороте; он выражается в долях 1. По мере развития леса и приближения его к равновесному (климаксовому) состоянию параметр *KR* снижается почти до нуля, поскольку все большая доля валовой продукции расходуется на дыхание, т.е. на поддержание биомассы.

Аллометрический коэффициент $KA = \log(PC) / \log(BC)$, выражающий известный принцип оптимальности в функционировании экосистем (Розен, 1969; Харвей, 1974), рассмотрен в следующей главе 8.

Наконец, индекс конкурентоспособности *ИКС* лесного фитоценоза есть отношение параметра *KR* к среднему возрасту (τ) основных лесобразующих пород (Лавриненко, 1965). Чем больше это отношение, тем выше конкурентоспособность. Следует ожидать, что при одном и том же годичном обороте надземной органики молодые древостои должны обладать более высокой конкурентоспособностью, нежели перестойные. Параметр *ИКС* можно рассматривать как показатель функциональной устойчивости лесного сообщества данного типа в его взаимоотношениях с сообществами других типов.

Первые два комплексных функциональных параметра: $ПЭЭ$ и KR , – распределены вполне отчетливо на мезокатене микроландшафтов, т.е. дифференцируются по степени их литоморфности-гидроморфности (табл. 7.9 и 7.12, рис. 7.6 А) как комплексного экологического фактора (см. выше). Наиболее литоморфные гребни хребтов, привершинные и нижелажачие транзитные склоны (в большей степени теневые и в меньшей – солнцепечные и нейтральные) отличаются минимальными значениями КПД лесных фитоценозов (не более 3%) и годового оборота надземной фитобиоты. Значительно выше эти показатели у подножий хребтов и в речных долинах сублито- и субгидроморфных ТА, Э и А микроландшафтов. Максимальных значений (КПД до 13%) они достигают в гидроморфных Saq лесо-болотных природных комплексах. Таким образом, переход от верхних литоморфных звеньев ландшафтных сопряжений к средним лито-гидроморфным и затем к нижним гидроморфным звеньям сопровождается вполне выраженной активизацией годового оборота растительного вещества.

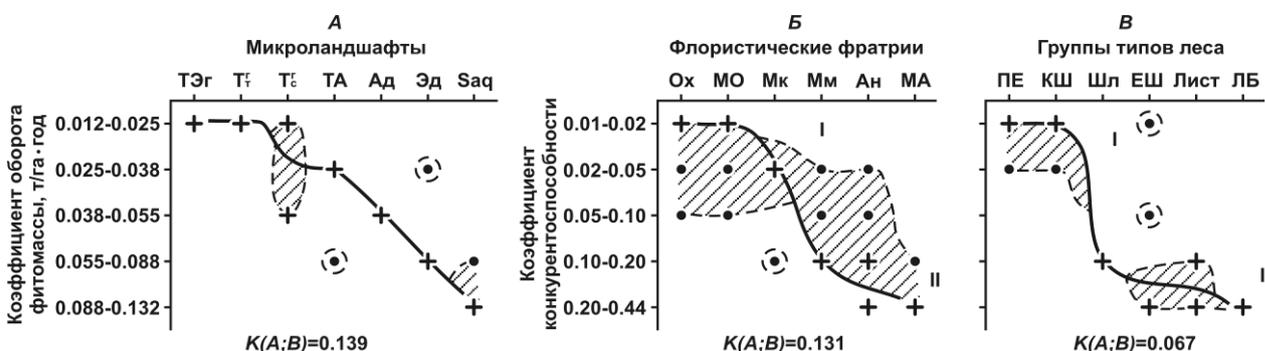


Рис. 7.6. Экологические ниши микроландшафтов, флористических фратрий и групп типов леса в пространстве комплексных параметров биологического круговорота
Условные обозначения те же, что и на рис. 5.4.

Почти все группы типов леса и соответствующие им флористические фратрии укладываются в достаточно узкий диапазон $ПЭЭ$ и KR их сравнительно низких значений – соответственно 0,013–0,056 и 0,012–0,55 (табл. 7.12 и 7.13). Минимальным годовым оборотом надземной фитомассы отличаются аянские пихто-ельники и лиственничники транзитных микроландшафтов преимущественно теневых склонов. При этом если первые находятся преимущественно в перестойном состоянии с возрастом более 140 лет, то вторые – еще достаточно молодые образования (доминирующий возраст не превышает 60 лет). По уровню функционирования к ним приближаются также горные и равнинные елово-широколиственные леса буферной МО флоры (доминант $KR = 0,025–0,38$). Широкий диапазон более высоких значений коэффициента оборота (0,038–0,088) свойствен маньчжурским широколиственным и кедрово-широколиственным лесам. Наконец, долинные лиственничные мари имеют максимальные величины годового оборота надземной органики ($KR = 0,088–0,132$), что является отличительной особенностью структуры автотрофного биогенеза в условиях крайне избыточного почвенно-грунтового увлажнения (Коломыц и др., 1993).

Таблица 7.12

Нормированные частные коэффициенты связи показателя экологической эффективности продукционного процесса ($ПЭЭ$) с микроландшафтами ($K(A;B) = 0,156$)

Параметр $ПЭЭ$	Микроландшафты						
	ТЭг	Т _г ^г _с	Т _г ^г _т	Эд	Ад	Saq	ТА

0,013–0,027	0,44	0,47										
0,027–0,042	0,29		0,52	0,20	0,33							0,11
0,042–0,056	0,20	0,31	0,17	0,39								0,11
0,056–0,078	0,07	0,22		0,41	0,67	0,28						0,16
0,078–0,133			0,31			0,72						0,61

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.

Таблица 7.13

Распределение коэффициента годичного оборота надземной фитомассы по флористическим фратриям и типам леса (нормированные частные коэффициенты связи)

Коэффициент оборота	Флористические фратрии ($K(A;B) = 0,183$)						Типы леса ($K(A;B) = 0,141$)					
	Мм	Мк	МО	Ох	МА	Ан	Шл	КШ	ЕШ	ПЕ	Лист	ЛБ
0,012–0,025			0,68	0,74	0,18			0,35	0,33	0,63	0,46	
0,025–0,038	0,68	0,41	0,32	0,26	0,12	0,12	0,41	0,30	0,34	0,37	0,32	
0,038–0,055	0,32	0,59			0,70	0,09	0,59	0,35	0,33		0,23	0,11
0,055–0,132						0,70						0,89

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.

С годовым оборотом растительного вещества тесно связана конкурентоспособность лесного сообщества. По таксономическим нормам и доминантам индекса конкурентоспособности ИКС в пространстве флористических фратрий и типов леса (табл. 7.11; рис. 7.6 Б, В) отчетливо выделяются две корреляционные плеяды, несмотря на значительный «размыв» экологических ниш фратрий, приводящий к взаимному перекрытию этих плеяд. Первую плеяду, с минимальными значениями ИКС, образуют аянские пихто-ельники, кедрово- и елово-широколиственные леса буферной МО флоры. Это наименее устойчивые лесные сообщества в их межфитоценотической конкуренции с другими сообществами. Гораздо более высокие значения параметра ИКС свойственны второй корреляционной плеяде. Ее основу составляют лиственничники и елово-широколиственные леса буферной МС флоры. Эти сообщества следовательно должны создавать наиболее устойчивые фрагменты территориальной мозаики лесного покрова Приамурского бореального экотона. Промежуточное положение занимает комплекс лесов маньчжурских фратрий.

Важное диагностическое значение имеет количественная оценка парциального вклада коэффициента годичного оборота надземной фитомассы и возраста лесобразующих пород в индекс конкурентоспособности лесного сообщества. Множественная линейная регрессия имеет вид:

$$ИКС = 3.129 \cdot 10^{-2} \cdot KR - 4.348 \cdot 10^{-6} \cdot \tau - 1.386 \cdot 10^{-4}; \quad R = 0.934; \quad R^2 = 0.873.$$

Конкурентоспособность лесного сообщества растет по мере увеличения годового оборота надземной органики и снижается с возрастом леса, особенно заметно – в развивающемся молодняке и в приспевающем лесу (возраст до 80–100 лет). Парциальные зависимости выражены следующими уравнениями параболы и экспоненты:

$$\begin{aligned} ИКС &= 0.02089 \cdot KR + 0.1231 \cdot KR^2 - 3.16 \cdot 10^{-4}; & R &= 0.921; \quad R^2 = 0.849; \\ ИКС &= 2.7 \cdot 10^{-3} - 3.5 \cdot 10^{-5} \cdot \tau + 1.1 \cdot 10^{-7} \cdot \tau^2; & R &= 0.755; \quad R^2 = 0.569; \\ ИКС &= EXP(-6.051 - KR \cdot 10^{-2} \cdot \tau); & R &= 0.872; \quad R^2 = 0.760. \end{aligned}$$

Как видно, индекс конкурентоспособности зависит в большей степени от параметра KR и в меньшей – от возраста леса. В первом приближении при $KR = 0.006 \rightarrow 0.04$ величина $ИКС = 0.0001 \rightarrow 0.0008$, а при $KR = 0.07-0.08$ $ИКС = 0.001-0.0025$. Уравнения по фактору τ дает следующую картину. При возрасте леса $25 \rightarrow 50$ лет параметр $ИКС \approx 0.003 \rightarrow 0.0008$. Затем в возрастном интервале $80 \rightarrow 100$ лет конкурентоспособность описывается нисходящей ветвью параболы: $ИКС \approx 0.0006 \rightarrow 0.0003$. При дальнейшем увеличении возраста снижение параметра $ИКС$ асимптотически затухает и при возрасте стагнации леса $150-240$ лет остается в пределах $0 \div 0.0002$.

7.6. Нисходящая ветвь биологического круговорота. Выявленные закономерности автотрофного биогенеза описывают только восходящую, созидательную ветвь биологического круговорота. Между тем известно, что интенсивность метаболизма в лесных экосистемах определяется работой в первую очередь его детритной ветви, а не созидательной, поэтому лес считается детритной экосистемой (Одум, 1975). В годовом цикле ведущим лимитирующим фактором обменных процессов является не скорость производства зеленой массы, а скорость разложения лесной подстилки, роль которой в этом цикле исключительно велика (Морозов, 1949; Дылис, 1978; Глазовская, 1988 и др.). Эмпирически установлено (Коломыц и др., 1993), что на локальном уровне размер колебаний параметра KY , т.е. известного подстилично-опадного индекса (Базилевич, Родин, 1969), между лесными биогеоценозами $10-15$ -кратный, т.е. весьма велик, между тем как вариации величины продуцирования зеленой массы не превышают $2-6$ -кратных значений. Пропускная способность лесной подстилки служит основным регулятором интенсивности биологического круговорота (Дылис, 1978).

Поскольку основные звенья детритной ветви метаболизма сосредоточены в почве, последняя играет роль главного гомеостатического стабилизатора динамических параметров наземных экосистем (Добровольский, Никитин, 1990). Фитоценоз и педоценоз в процессе эволюции создают единый механизм взаимовыгодного существования (Керженцев, 2006). Почвообразующие процессы имеют циклический и поступательный характер (Глазовская, 1981), и эти циклы тесно связаны с циклами автотрофного биогенеза. Анализ детритной ветви метаболизма в различных типах лесных экосистем позволяет оценить, насколько и с помощью каких конкретно механизмов произошла «взаимная подгонка почв и поселяющихся на них фитоценозов в целях оптимизации миграции вещества» (Добровольский, Никитин, 2006, с. 56). Как известно (Горшков, 1995), такая оптимизация направлена на биотическую регуляцию природной среды и обеспечение ее устойчивости на основе принципа Ле Шателье. В этом, по-видимому, и состоит ведущая роль почвенного блока в функциональной стратегии всего природного комплекса.

Нисходящую, детритную ветвь будем оценивать косвенно с помощью почвенных характеристик – по мощностям гор. A_0 и A_1 и их соотношениям, согласно (Дюшофур, 1970), а также по кислотности этих горизонтов. Как известно (Роде, 1947), почвообразующие процессы являются частью общего круговорота энергии и вещества в биосфере. Наши оценки будут основываться на следующих положениях теории почвоведения. Детритная ветвь биологического круговорота состоит из серии элементарных горизонтообразующих почвенных процессов, создающих определенный генетический профиль почвы (Глазовская, 1981). Почвенные горизонты характеризуют три почвенные генетические зоны (Поливанов, 1984): 1) накопления мертвой органики; 2) гумусообразования и накопления дисперсного органического

вещества; 3) внутрисочвенного преобразования минеральной массы. Основу детритогенеза составляют два антагонистических процесса (Дюшофур, 1970) – минерализация и гумификация. Их балансовые отношения с поступлением мертвой органики (надземного опада и опада, а также корневого опада) и взаимные соотношения определяют мощности лесной подстилки и гумусового горизонта.

Такой морфологический подход позволяет в первом приближении вскрыть наиболее общие черты детритной ветви метаболизма: темпы разложения мертвого органического вещества в тех или иных термо- и гидроэдафических условиях, соотношение процессов минерализации и гумификации. Поиски связей этих почвообразующих процессов с типами леса основаны на известных представлениях о том, что климат и коренная растительность играют первостепенную роль в формировании зонального профиля почвы и в особенности гумусового горизонта (Высоцкий, 1960; Дюшофур, 1970; Глазовская, 1981).

Следует сразу отметить, что для горизонтов A_0 , A_1 и A_2 мы будем оценивать главным образом максимальные (как правило, доминирующие) значения их мощностей. Дело в том, что на графиках парциальных связей преобладают узкие экологические ниши этих почвенных признаков, однако с многочисленными анклавами и спорадическими распределениями, имеющими, как правило, резко заниженные значения мощностей. Такие локальные отклонения характерны для крутых горных склонов, они свидетельствуют об интенсивном денудационном сносе верхних слоев почвы, поэтому в данном случае будут считаться непредставительными.

Горные широколиственные и кедрово-широколиственные леса маньчжурских фратрий произрастают на субксероморфных макротермических эдафотопях хорошо дренируемых солнцепечных склонов (см. рис. 4.5 Б и 4.7 Б), где формируются бурые лесные иллювиально-гумусовые слабо оподзоленные почвы. Почво-грунты здесь не только свежие и сухие, но и наиболее теплые – $t_{40} = 13.5–16.5^\circ$. В долинах рек и на равнинных в условиях летнего периодического переувлажнения, связанного с муссонными дождями, под этими лесами развиты бурые глеево-подзолистые лесные почвы, или лесные подбелы (Ливеровский, 1969; Иванов, 1976).

Леса маньчжурских фратрий отличаются наибольшей производительностью зеленой массы (PV); так, у ксерофильных лесов таксономическая норма $PV = 6,44$ т/га·год. Преимущественно лиственный опад дает мягкую (мюллеровую) подстилку, содержащую много воднорастворимых зольных веществ, с преобладанием гуминовых кислот, а также агрессивных и комплексирующих соединений (Дюшофур, 1970). В результате энергичного внутрисочвенного выветривания первичных минералов в почвенные растворы поступает значительное количество оснований (Ливеровский, 1969), поэтому горизонты A_0 и A_1 обладают слабо кислой и близкой к нейтральной реакцией (водный $pH = 5,0–6,2$, см. табл. 7.14), что обеспечивает сравнительно быструю биодegradацию соединений. Благодаря этому процессы разложения и минерализации мертвой органики идут наиболее интенсивно, с активным использованием минеральных веществ в питании растений непосредственно из подстилки, согласно (Одум, 1975). В связи с этим, несмотря на большой опад, мощность лесной подстилки остается незначительной (в норме около 5–6 см, а нередко не более 3 см). На образование коллоидных гумусовых комплексов (процесс гумификации) расходуется гораздо меньше мортмассы. Образование гуматов Ca, Fe, Al, Mn и других делает последние подвижными, что способствует их выносу из гумусового горизонта (Цыганенко, 1972), поэтому запасы гумуса сравнительно ма-

лы, о чем свидетельствуют небольшая мощность гор. A_1 (в среднем 7–8 см, реже до 10 см), а также минимальные мощности гумусового профиля (табл. 7.15 и 7.16).

Таблица 7.14

Распределение водного рН по флористическим фратриям (нормированные частные коэффициенты связи, $K(A;B) = 0,149$)

рН водный	Флористические фратрии					
	ОК	ВС	Мм	МС	Мк	МО
4,2–4,7	0,55	0,20				0,31
4,7–5,0	0,27	0,31	0,17	0,16	0,18	0,12
5,0–5,3		0,49	0,41	0,25	0,14	
5,3–5,7			0,41	0,38	0,43	0,09
5,7–6,2	0,18			0,21	0,24	0,47

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что леса маньчжурских фратрий имеют максимальные для Приамурской субпацифики скорости малого биологического круговорота. При этом существуют и определенные различия между ними. Кедровники обладают более высокими значениям рН, чем широколиственные леса (рис. 7.7), поэтому скорость разложения органики, характеризуемая отношением A_0/A_1 , в них несколько выше (табл. 7.15). Исходя из представлений об индикационных свойствах подзолистого горизонта (Колесников. 1956) и судя по мощности гор. A_2 (см. рис. 7.8 В), можно полагать, что в широколиственных лесах формирование бурых лесных почв сопровождается подзолистым процессом, а в кедровниках – больше процессом дерновым.

Аянские пихтово-еловые леса охотской фратрии произрастают в условиях переувлажнения почвы (доминирующее состояние – сырое) и ее наиболее низких летних температур ($t_{40} = 8.5–11.5^\circ$), поэтому эти лесные сообщества наименее продуктивны: $PS = 0,4–1,0$ т/га·год $PV = 1.7–2.8$ т/га·год, с минимальными таксономическими нормами данных параметров (см. табл. 7.15). Хвойный опад дает лесную подстилку с кислой малоактивной средой (рН = 4.2–5.0). Ввиду слабого разложения мертвой органики (отношение $A_0/A_1 \approx 0.9–1.5$) подстилка в большинстве случаев достигает значительной мощности – 5.5–10 см (анклав с минимальной мощностью гор. A_0 обусловлен, как уже говорилось, активными денудационными процессами).

Таблица 7.15

Таксономические нормы морфологических характеристик почвы в различных группах типов леса

Параметры	Группы типов леса					
	Шл	КШ	ЕШ	ПЕ	Лист	ЛБ
Мощность гор. A_0	5	6	10	6	6	8
Мощность гор. A_1	7	8	15	12	15	14
Мощность гор. A_2	17	22	29	15	29	2
Мощность гор. В	39	43	35	17	34	40
Отношение гор., A_0/A_1	0,71	0,90	0,67	0,50	0,40	0,57
Отношение гор., $(A_0 + A_1) / B$	0,32	0,33	0,71	1,12	0,62	0,55

Таблица 7.16

Нормированные частные коэффициенты связи мощности гумусового профиля в почвенном разрезе с флористическими фратриями и типами леса

Мощность гумусового профиля, см	Флористические фратрии ($K(A;B) = 0,093$)						Группы типов леса ($K(A;B) = 0,075$)					
	Мк	Мм	ОК	МА	Ан	МО	ШЛ	КШ	ПЕ	Лист	ЛБ	ЕШ
6–10	0,45	0,18	0,20	0,13	0,13	0,14	0,23	0,22	0,29	0,13		0,18
10–16	0,24	0,57	0,16		0,10	0,22	0,37	0,35	0,12	0,10		
16–22		0,26	0,43	0,29	0,09	0,20	0,17	0,08	0,42	0,09	0,39	0,26
22–31			0,22	0,31	0,43	0,16		0,13	0,17	0,43	0,61	0,20
31–58	0,30			0,27	0,27	0,28	0,23	0,22		0,25		0,36

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.



Рис. 7.7. Бинарная ординация групп типов леса и микроландшафтов в пространстве кислотности гумусового горизонта почвы

Ординация мощности гор. A_1 по высотно-экспозиционной зональности
Условные обозначения те же, что и на рис. 4.5.

В таких условиях должна идти сравнительно медленная эволюция инфильтрующегося органического вещества (Дюшофур. 1970). Горизонт A_1 сложен грубым гумусом (мор или модер) довольно высокого содержания – до 8–11% с соразмерным присутствием гуминовых и фульвокислот (Ливеровский. 1969). Однако соотношение процессов минерализации и гумификации может быть различным в зависимости от местных oro-климатических условий, поэтому мощность гумусового горизонта колеблется в широких пределах – 7–32 см. Большой глубины достигает также гумусовый профиль почвы (см. табл. 8.16). Не меньше, чем в широколиственных лесах, в пихто-ельниках выражен подзолистый процесс (см. табл. 7.15), в результате чего здесь формируются буро-таежных иллювиально-гумусовые слабо оподзоленные почвы (Ливеровский. 1969).

На этом контрастном фоне детритной ветви метаболизма своеобразным феноменом выступает елово-широколиственные леса буферной МО фратрии – производной от базовых Мм и ОК фратрий. Эти леса производят весьма значительную массу зеленого вещества – даже большую, чем маньчжурские широколиственные и кедрово-широколиственные леса – 7,3–8,5 т/га-год (см. табл. 8.8). Их почвы находятся в оптимальном по влажности состоянии, а также в условиях более низких летних температур, чем почвы маньчжурских лесов, и более высоких, чем почвы пихто-ельников (см. табл. 7.1). Детритная ветвь биологического круговорота здесь функционирует в почвенной среде с такой же субнейтральной реакцией, как и в кедрово-широколиственных лесах (см. рис. 7.7), хотя немалый процент занимают кислые почвы с $pH \leq 4.7$ (см. табл. 8.14). В большинстве случаев это должно спо-

способствовать активной биодegradации растворимых соединений. Однако мощность гор. A_0 в елово-широколиственных лесах достигает максимальных среди всех типов леса значений (до 10–12 см). Это говорит о том, что разложение лесной подстилки идет медленнее, чем поступление в нее ежегодного опада.

Далее, уменьшается также доля мортмассы, идущая на минерализацию и питание растений. В условиях нейтрального фульватно-кальциевого и гидрокарбонатно-кальциевого типа почвенных растворов (Ливеровский, 1969) усилены процессы синтеза гуминовых веществ, что ведет к средним и высоким значениям таксономической нормы (см. табл. 7.15) и доминанта мощности гумусового горизонта – 10–32 см. Соответственно и весь гумусовый профиль достигает максимальных мощностей (см. табл. 7.16), проникая даже в иллювиальный горизонт В. Как видим, в отличие от аянских лесов снижение минерализации здесь сопровождается ростом гумификации. По этой причине отношение $A_0/A_1 \approx 0.3-0.6$, т.е. оно оказывается ниже, чем в маньчжурских лесах, однако в данном случае это не говорит о высокой скорости разложения мортмассы. Наконец, мощности гор. A_2 в елово-широколиственных лесах достигают максимальных значений (см. рис. 8.8 В). Это указывает на то, что подзолообразовательный процесс в формирующихся здесь буро-таежных почвах получает наибольшее развитие.

В лиственничниках Ан м МА фратрий температуры верхних горизонтов почвы столь же низкие, как и в почве аянских пихто-ельников, а состояние почвы влажное и свежее, со слабо кислой и кислой реакцией почвенных растворов (см. рис. 7.2 и 7.7 А). В этих условиях процессы разложения мертвой органики оказываются заторможенными. Однако поскольку производится незначительное количество зеленой массы (3.26–4.50 т/га·год), лесная подстилка имеет средние мощности (3.5–8.0 см). Процессы минерализации подстилки так же значительно ослаблены, поэтому гумусовый горизонт достигает максимальных мощностей (см. рис. 7.8 Б). Впрочем эти цифры явно завышены, поскольку сама масса гумуса насыщена полуразложившимися органическими остатками (Ливеровский, 1969), что указывает и на слабо развитые процессы гумификации. Данный горизонт следует отнести скорее к смешанному горизонту A_0A_1 . Доминант отношения A_0/A_1 принимает средние значения (0.6–0.9), равно как и проявление процессов оподзоливания. В целом же, если не считать лесоболотных комплексов, лиственничные леса отличаются наиболее низкими темпами биологического круговорота.

Если описанные тенденции усиления или, наоборот, ослабления процессов минерализации и гумификации обозначить значками соответственно «+» и «–», то общую картину детритной ветви биологического круговорота для различных типов леса можно представить следующей схемой:

<u>Группы типов леса</u>	<u>Минерализация</u>	<u>Гумификация</u>
а) широколиственный и кедрово-широколиственный	+	–
б) пихтово-еловый	–	+, –
в) елово-широколиственный	–	+
г) лиственничный	–	–

8. О СТЕПЕНИ ЗРЕЛОСТИ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ И ПОЧВ

8.1. Принцип оптимальности в функционировании экосистем. Оценка функциональной зрелости лесных сообществ была проведена с помощью рассмотренного выше (см. главу 7) показателя экологической эффективности автотрофного

биогеоза ($ПЭЭ = PC/BC$) на основе известного принципа оптимальности (Розен, 1969; Харвей, 1974). Данный принцип гласит, что экосистемы минимизируют некоторую оценочную функцию (в данном случае отношение P / B), определяемую исходя из характеристик окружающей среды. При постоянстве или малом значении внутренней (метаболической) цены структурно-функциональные свойства системы зависят от цены внешней, связанной с «давлением» отбора (в том числе с антропогенным воздействием).

Принцип оптимальности выражается *аллометрическим законом* (Розен, 1969), согласно которому для каждого зонального типа ландшафтов существует некоторое постоянное значение параметра $KA = \log P / \log B$, несмотря на существенные в пределах этого типа колебания продуктивности и биомассы (Перельман, 1975). Этот параметр является своего рода показателем скорости роста продуктивности, причем в его расчетах фитомасса B играет роль «физиологического времени» (Розен, 1969). Аллометрический параметр KA характеризует степень однородности региональных ландшафтов и служит наиболее объективным критерием выделения их зональных типов (Перельман, 1975). В зонально-региональном масштабе (для плакорных типов местоположений) данный коэффициент монотонно возрастает от 0,53–0,54 в лесотундре и северной тайге до 0,60–0,62 в равнинных и горных широколиственных лесах и затем более резко повышается до 0,84–0,88 при переходе к луговым и далее сухим степям суббореального пояса. Наряду с этим в каждом зональном подразделении географической среды имеются и более высокие, чем у плакоров, значения KA , соответствующие растительным формациям на более увлажненных местообитаниях.

8.2. Оценка степени функциональной зрелости лесных сообществ. Принцип оптимальности проявляется не только на уровне зональных типов (или подтипов) природных экосистем, но и на топологическом уровне (Коломыц, 2008).

Таежные ландшафты должны иметь зональную норму $KA = 0,54–0,55$, а широколиственнолесные – 0,58–0,60. Значения KA для плакорных фитоценозов у южной границы подтаежной зоны Среднего Поволжья близки к этим зональным нормам (табл. 8.1). Это может служить определенным свидетельством того, что плакорные и близкие к ним лесные сообщества данного экорегиона находятся в *состоянии функциональной зрелости – близости к своему климаксовому состоянию*.

Таблица 8.1

Приокско-Террасный заповедник. Экологические ниши групп типов леса в пространстве значений аллометрического коэффициента, а также распределение таксономических норм KA по этим группам ($K(A;B) = 0,074$)

Аллометрический коэффициент	Группы типов леса (типы локальных местоположений)					
	сосновые леса с березой (Э, ТЭ)	еловые и сосново-еловые леса (Э, ТЭ)	сосново-липово-дубовые леса (Э-ТА)	липово-березовые леса (ТЭ, Т)	ельники и сосново-еловые леса (ТА)	хвойные и мелколиственные заболоченные леса (Саг)
0,36–0,38		0,36		0,32	0,35	
0,38–0,43	0,09	0,12	0,31		0,35	0,20
0,43–0,47	0,18	0,24	0,31	0,11	0,23	
0,47–0,52	0,12	0,15	0,20	0,34	0,07	0,13
0,52–0,62	0,20	0,13	0,18	0,24		0,22
0,62–0,79	0,41					0,45

Таксономическая норма	0,583	0,440	0,469	0,475	0,412	0,592
-----------------------	-------	-------	-------	-------	-------	-------

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.

Местные отклонения аллометрического коэффициента от зональной нормы могут быть вызваны либо влиянием локальных природных факторов (прежде всего, гидроморфности–литоморфности), либо антропогенной дигрессией лесных сообществ (Коломыц и др., 1993). В каждой региональной гео(эко-)системе четко выражен свой локальный тренд параметра KA на катене. Верхние наиболее ксероморфные звенья местного гидроэдафического ряда биогеноценозов, выступающие в качестве представителей более южных биоклиматических условий, характеризуются и более низким аллометрическим коэффициентом (в целом по Среднему Поволжью до 0,40–0,35 и меньше). В то же время группы фаций, имитирующие более северные зональные условия, имеют значения коэффициента, достигающие 0,75–0,80. Это указывает на то, что экологическая эффективность продукционного процесса в целом возрастает в направлении от сухих местообитаний к влажным и далее сырым, достигая максимума в заболоченных лесах.

Итак, оценим по аллометрическому коэффициенту KA аналогичную степень функциональной зрелости различных типов леса Нижнеамурской субпацфики. Прежде всего, необходимо установить, насколько долинно-элювиальные (плакорные) лесные сообщества функционально отображают зонально-региональную биоклиматическую норму данной территории. Напомним, что по этой норме аллометрический коэффициент для спонтанных бореальных (таежных и подтаежных) ландшафтов с коренной (климаксовой) растительностью должен находиться в диапазоне 0,54–0,55, а для суббореальных неморальнолесных – 0,58–0,60 (Перельман, 1975). В регионе Комсомольского заповедника плакоры, занятые преимущественно подтаежной растительностью, имеют значения KA в интервале 0,37–0,56, с доминирующей областью 0,42–0,47 и с таксономической нормой 0,48 (рис. 8.1 А, Б; см. также табл. 7.11). Интересно, что почти такую же средневзвешенную норму (0,46) имеет аллометрический коэффициент в лесах плоских вершин хребтов. Как видим, «внутри ландшафтное ядро физико-географического фона» (Сочава, 1974; Крауклис, 1979) на Приамурском бореальном экотоне по аллометрическому показателю имеет экологические ниши, едва дотягивающие до бореальной подтаежной нормы, а области доминирования находятся гораздо ниже ее. Там же, где на плакорах распространены широколиственные леса, доминант параметра KA снижается до уровня 0,32–0,37, что в 1,5–2 раза меньше суббореальной неморальнолесной нормы. На таком же низком уровне доминантов и таксономических норм данного параметра оказывается группа транзитных микроландшафтов, как солнцепечных, так и теневых. Наконец, таежно-болотные супераквальные ландшафты отличаются максимальным отрицательным отклонением даже от бореальной нормы.

Весьма «размытую» экологическую нишу по параметру KA имеют предгорные трансаккумулятивные микроландшафты, с кедровниками, лиственничниками и пихто-ельниками буферной маньчжурско-ангаридский фратрии. Здесь резко выраженный доминант аллометрического коэффициента (с вероятностью 72%) почти соответствует бореальной норме и приближается к норме суббореальной (см. рис. 8.1 А, Б). Данная аномалия обусловлена исключительно молодостью указанных лесных сообществ (см. рис. 8.5), что подтверждается достаточно тесной обратной пропорциональной связью параметров KA и τ (табл. 8.2). Возраст лесобразующих пород (см. выше) стал решающим фактором достижения большей частью ТА лес-

ных экосистем оптимума своего функционирования. Тем не менее, благодаря многочисленным мелким анклавам и диффузному разбросу значений KA по группам типов леса рис. 8.1 А) его таксономическая норма в предгорных ландшафтах оказалась достаточно низкой.



Рис. 8.1. Бинарная ординация групп типов леса и микроландшафтов в пространстве аллометрического коэффициента и возраста лесообразующих пород
Условные обозначения те же, что и на рис. 4.5

Таблица 8.2

Нормированные частные коэффициенты связи аллометрического коэффициента со средним возрастом лесообразующих пород ($K(A:B) = 0.084$)

Возраст пород, лет	Аллометрический коэффициент				
	0,17–0,32	0,32–0,37	0,37–0,42	0,42–0,47	0,47–0,56
25–36	0,11	0,13	0,26	0,08	0,60
36–60	0,11	0,17	0,17	0,25	0,40
60–90		0,26	0,34	0,25	
90–140	0,10	0,47	0,23	0,15	
110–240	0,68			0,25	

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.

Итак, функциональное состояние большинства лесных ландшафтов, в том числе элювиальных долинных, на Приамурском бореальном экотоне оказывается весьма далеким от равновесного (климаксового) состояния, что указывает на общую для субпацфики относительно низкую экологическую эффективность автотрофного биогенеза по сравнению с внутриматериковыми экорегионами. Это вполне соответствует феноменальному явлению «многоформности и динамичностью» лесов Юга Дальнего Востока (Колесников, 1956). Сложный лесообразовательный процесс, слагающийся из возрастных, вековых и восстановительных смен (см. выше), препятствует их приближению к устойчиво коренному состоянию. Об этом же свидетельствуют весьма широкий возрастной спектр многих типов леса (см. табл. 8.10) и преобладание (до 50–60% и более) лесообразующих пород не старше 60 лет.

Очевидно также, что в направлениях от сублитоморфных возвышенных равнин (плакоров) вниз к гидроморфным супераквальным местоположениям и вверх по ксероморфным склонам хребтов отрицательные отклонения от идеального лесообразовательного процесса становятся все более существенными. И только на плоских, вновь сублитоморфных гребнях хребтов параметр KA возрастает, приближаясь к плакорной величине. Эта картина для низкогорного яруса соответствует установленной выше связи экологической эффективности продукционного процесса с фактором литоморфности-гидроморфности. Однако избыточная гидроморфность низменно-долинных лесных ландшафтов столь же отрицательно сказывается на их

функциональной оптимизации, как и высокая литоморфность ландшафтов горных склонов.

8.3. Степень зрелости почв. Зрелость почвы является одним из наиболее репрезентативных показателей уровня структурно-функционального развития всего природного комплекса (Мамай, 1994). Критерием репрезентативности «является соответствие диагностических признаков конкретной экосистемы и конкретного почвенного профиля определенному таксону классификации» (Керженцев, 2001, с. 21). Для весьма динамичных окраинно-материковых ландшафтов Нижнеамурской субпаффики (см. выше) характеристики степени зрелости почв представляется особенно важными при экологических оценках их состояния.

В климатических условиях юга Дальнего Востока формируется следующее основное направление процессов почвообразования (Иванов, 1976). Влажнотропические погоды в летние месяцы способствуют периодическому переувлажнения почво-грунтов, активному разложению мертвой органики и интенсивному выветриванию первичных минералов. Резкий переход к осенним низким температурам, последующее сильное промерзание почв зимой и сухая прохладная весна вызывают консервацию продуктов биогенного распада и выветривания. В результате почвы приобретают укороченный профиль, общую оглиненность как результат процесса метаморфизма (по: Зонн, 1969), высокую гумусированность верхних горизонтов. Общая повышенная гидроморфность почв на фоне достаточно высоких летних температур усиливает химическое выветривание и миграцию активных химических элементов: кислорода, гумусовых и минеральных веществ и CO_2 (Дюшофур, 1970). Это неизбежно активизирует малый биологический круговорот и должно повышать продуктивность природных экосистем. Эмпирические данные по продуктивности бореальных лесов окраинно-материковой и островной суши азиатского фрагмента Тихоокеанского кольца (Базилевич, 1981) подтверждают это предположение.

В.М. Фридланд (1970) отметил, что на юге Дальнего Востока, в отличие от внутриконтинентальных регионов Европейской России и Сибири, почвообразование развивается на менее зрелых (более молодых) корях выветривания, поэтому процессы внутрпочвенного выветривания здесь идут более интенсивно. Омоложение кор выветривания связано с большой почвообразующей ролью эрозионных процессов в условиях горно-долинного рельефа (Колесников, 1965). На гребнях хребтов и в верхних частях крутых горных склонов почвы кедрово-широколиственных лесов омолаживаются за счет выноса мелкозема и вовлечения в почвообразовательный процесс новых слоев выветривающейся горной породы. Денудация на горных склонах стабилизирует почвообразовательный процесс, задерживая его на II и III стадиях восходящего развития – формирования зональных почв упрощенного и полного профиля (Поливанов, 1984). До стадии IV, т.е. относительно равновесного состояния почвенного профиля, процесс не доходит. На средних менее крутых участках склонов располагается зона транзита, с аккумуляцией преимущественно грубообломочных продуктов выветривания в виде языков осыпей. Развиваются скелетные маломощные элювиально-делювиальные почвы. Наконец, подножья горных склонов и прилегающие к ним верхние, как правило, реликтовые, речные террасы оказываются перекрытыми сплошным плащом мелкоземистого делювия (подгорные шлейфы). «Омоложение» почв идет в связи с постоянным нарастанием почвенной толщи сверху – за счет аккумуляции поступающих наносов. Здесь же выходят минерализованные грунтовые и почвенные воды.

Все это приводит к тому, что на предгорных мезоместоположениях почвы отличаются наибольшим плодородием, которое уменьшается в обе стороны – по направлению к вершинам сопок и к речным поймам (Колесников, 1956).



**Рис. 8.2. Разнотравный
лиственничный лес с дубом
на дефлюкционном склоне
крутизной 18–20°**

Фото П.С. Петренко

Зрелость почвы так или иначе связана с обособлением и развитием иллювиально-метаморфического горизонта В как зоны внутрипочвенного выветривания (Глазовская, 1981). Морфологические характеристики данного горизонта (мощность, оглиненность и др.) – показатели зрелости почвенного профиля, степени близости почвы к климаксу. Эта степень определяется как скоростью почвообразования, так и динамикой развития самого рыхлого чехла на склоне – соотношением процессов выветривания и сноса материала (Поливанов, 1984). Мощность же зоны ($A_2 + B$) дает общее представление о степени оподзоливания и внутрипочвенного выветривания (Цыганенко, 1972). Из морфологических свойств почв не менее важное диагностическое значение имеет содержание в горизонте В литомасс (обломков коренной породы).

Элементарная морфолитосистема «склон» имеет трехэтажное строение: над элювиальным горизонтом коренных пород (Эл) залегают последовательно склоновый (Скл) и покровный горизонты (Карпухин и др., 1984). В процессе развития морфолитосистемы элювиальный горизонт постепенно внедряется в коренную породу, а верхняя часть Эл переходит в склоновый горизонт. В первом приближении можно полагать, что общее содержание литомасс в этой системе будет зависеть от соотношения процессов выветривания (до стадии оглинения) в элювиальном горизонте и движения склонового горизонта вместе с обломочным материалом. Увеличение содержания литомасс в склоновом горизонте должно указывать на то, что делювиальные процессы преобладают над процессами элювиальными ($Скл > Эл$), поставляющими материал для формирования горизонта В почвы. И наоборот, если реализуется соотношение $Скл < Эл$, то это должно уменьшать содержание литомасс в данном горизонте.

Под лесным покровом среди делювиальных процессов наиболее широко распространена дефлюкция (Карпухин и др., 1984), или сезонный почвенный крип – медленное оползание почвенной толщи, вызванное сезонными колебаниями ее температуры и влажности (Джеррард, 1984). В данном случае это глубокое зимнее промерзание почвы и ее периодическое летнее переувлажнение в период муссонных дождей. Дефлюкционный склоновый процесс может проявиться только при вязко-пластичной консистенции грунта (Воскресенский, 1971), что предполагает наличие в нем достаточного количества тонкодисперсного (глинистого и тяжело-суглинистого) материала и умеренное насыщение литомассами. Дефлюкция отчетливо проявляется в древостое с массовым наклоном стволов вверх по склону (рис. 8.2), что производит впечатление «пьяного леса».

Многие свойства почв зависят от крутизны склона, хотя эта связь проявляется неоднозначно в разных звеньях катены (Джеррард, 1984). В низкогорных ландшафтах Нижнего Приамурья выделяются три типа бинарных связей морфологических характеристик структурного горизонта В с крутизной склона.

Тип 1. Относится к субгоризонтальным и очень пологим склонам ($0-2^{\circ}$ крутизны: рис. 8.3 А; табл. 8.3). Горизонт В имеет максимальное оглинение (на 60% и более), а содержание в нем литомасс не превышает 35% (табл. 9.4). Сам же горизонт достигает значительной мощности (40–50 см с вероятностью 60%), хотя и не максимально возможной в данном экорегионе (табл. 9.5). Таков морфологический результат устойчивого соотношения Эл \gg Скл (либо Эл $>$ Скл), т.е. наиболее завершенных и, по-видимому, максимально интенсивных процессов внутрипочвенного выветривания, а также оподзоливания (поступления сверху илистых частиц, подверженных химическому разложению) и лессивирования (привноса илистых частиц без разрушения). Следуя положению о формировании более зрелых почв на более пологих склонах (Джеррард, 1984), можно заключить, что приведенные данные как раз и характеризуют состояние наиболее зрелых почв для орочиматических условий Нижнеамурской субпацфики.

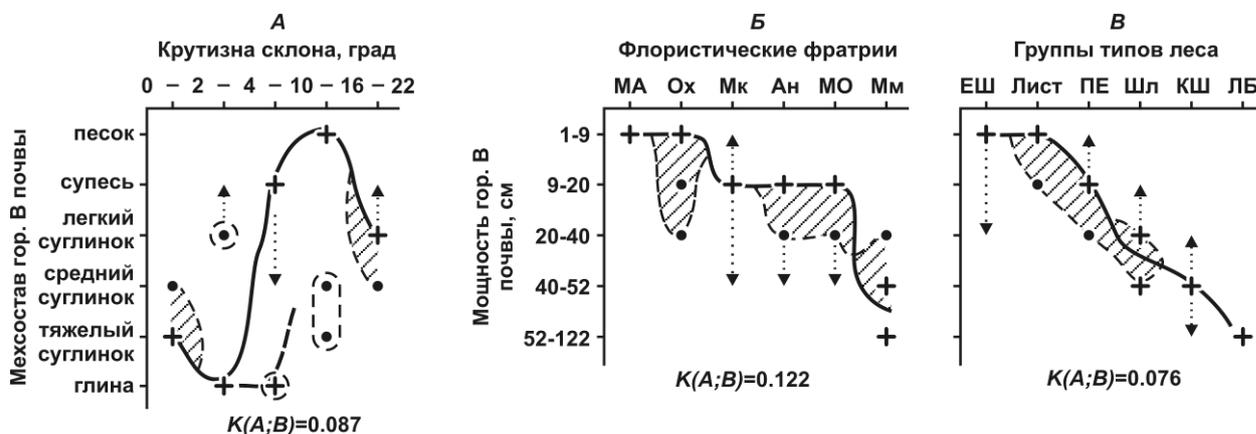


Рис. 8.3. Бинарная ординация различных характеристик гор. В почвы с крутизной склона, а также с флористическими фратриями и группами типов леса
Условные обозначения те же, что и на рис. 4.5.

Тип 2. Охватывает склоны повышенной крутизны ($2-10^{\circ}$). Оглинение гор. В значительно уменьшается (до 35–50%) и одновременно появляются хрящеватая супесь с легким суглинком (до 40%). При этом содержание литомасс в горизонте возрастает до 50% и более с вероятностью около 40–50 % (см. табл. 8.3 и 8.4). Все это указывает на реализацию соотношения Эл $<$ Скл, т.е. на существенное удаление почвенного профиля от зрелого (климаксного) состояния ввиду незавершенности процессов выветривания и постоянного «омоложения» склонового горизонта делювиальными, преимущественно дефлюкционными, процессами. Однако гор. В достигает наибольшей мощности – до 1 м и более с вероятностью 33%, что говорит о максимально возможном охвате выветриванием верхних слоев коренной породы на этих склонах.

Таблица 8.3

Содержание литомасс состав гор. В на склонах с различной крутизной (нормированные частные коэффициенты связи ($K(A;B) = 0,105$))

Содержание литомасс, %	Крутизна склона. град				
	0–2	2–4	4–10	10–16	16–22
0–18	0,23	0,31	0,29	0,10	

18–36	0,69				
36–54	0,09	0,28	0,22	0,29	0,17
54–72		0,15		0,46	0,54
72–95		0,26	0,49	0,16	0,29

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.

Таблица 8.4

Механический состав гор. В на склонах с различной крутизной (нормированные частные коэффициенты связи ($K(A;B) = 0,087$))

Мехсостав гор. В	Крутизна склона. град				
	0–2	2–4	4–10	10–16	16–22
Песок				0,62	
Супесь	0,17	0,16	0,39	0,08	0,17
Легкий суглинок		0,24			0,63
Средний суглинок	0,21	0,12	0,24	0,15	0,21
Тяжелый суглинок	0,62	0,12		0,15	

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.

Таблица 8.5

Мощность гор. В на склонах с различной крутизной (нормированные частные коэффициенты связи ($K(A;B) = 0,063$))

Мощность гор. В	Крутизна склона. град				
	0–2	2–4	4–10	10–16	16–22
1–9	0,18	0,15	0,17	0,17	0,43
9–20	0,22	0,15	0,21	0,22	0,27
20–40		0,22	0,12	0,36	0,30
40–52	0,35	0,15	0,50		
52–122	0,25	0,33		0,24	

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.

Тип 3. Относится к склонам высокой крутизны – 16–22° и более. Гор. В здесь отличается почти полным отсутствием глинистой и тяжелосуглинистой фракций; 70–80% мехсостава занимают песок с супесью, либо легкий суглинок. Горизонт буквально забит обломками коренных пород: вероятность 60–80%-го содержания литомасс превышает 54%, а при углах склона более 15° горизонт почти на 30% имеет 75–95%-ное их содержание. Здесь вполне очевидно соотношение Эл << Скл, т.е. элювиальные процессы подавлены дефлюкционным и поверхностно-делювиальным сносом, что постоянно «омолаживает» почву и резко отбрасывает назад степень ее зрелости. При этом доминирующие мощности гор. В сокращаются в данном интервале крутизны с 20–40 см до 5–10 см и менее.

В целом приведенные материалы (см. табл. 8.5) подтверждают «обратную зависимость между углом склона и глубиной структурного горизонта В» (Джеррард, 1984, с. 93).

Перейдем к анализу зрелости почв под лесными сообществами различных типов и разных флористических фратрий. Судя по таксономическим нормам и распределению мощностей гор. В, а также по его механическому составу (см. табл. 8.3 и 8.6), наиболее зрелыми, т.е. максимально близкими к климаксовому состоянию, являются буро-таежные почвы елово-широколиственных и лиственничных лесов, относящихся к буферным фратриям – соответственно МО и МС. Здесь следует

ожидать, следовательно, и наиболее равновесные годовые режимы биологического круговорота.

Горизонт В имеет не только метаморфический, но и иллювиальный генезис. Во-первых, идет интенсивный лессиваж глинистых частиц (содержание тяжелого суглинка и глины достигает 50–60% и более. см. табл. 8.6) и, во вторых, глубоко проникает в почву «зрелая» органическая масса (с полуторными окислами), которая производит внутрипочвенное преобразование минеральной массы (об этом свидетельствует значительная мощность гумусового профиля, см. табл. 8.16). Это именно тот случай, когда горизонт В нарастает как снизу, так и сверху (Поливанов. 1984) и тем самым становится мощнее, приближая в целом формирующуюся здесь параиллювиальную кору выветривания (Полынов, 1934) к сиаллитно-ферраллитному типу, с гидроокислами Fe и Al (Роде, 1975).

Однако эти лесные сообщества занимают достаточно широкий спектр крутизны склонов и – от 2–5° до 16–22° (рис. 8.4 Б, В), поэтому содержание литомасс в гор. В доходит до 55–75% и более (табл. 8.3). При слабых уклонах реализуется соотношение Эл > Скл (Тип 1 связей, см. выше), а на крутых склонах – Эл < Скл (Тип 2). В последнем случае активные дефлюкционные процессы существенно снижают степень зрелости данных почв, что подтверждается также малыми и умеренными значениями мощности горизонта В (см.: табл. 8.5; рис. 8.3 Б, В).

Второе место по степени зрелости занимают бурые лесные почвы маньчжурских широколиственных лесов и кедровников. В них оглинение горизонта В значительно слабее, зато его мощности максимальны – по-видимому, благодаря интенсивному внутрипочвенному выветриванию в условиях наиболее высоких температур всего почвенного профиля (см. рис. 6.1). Здесь горизонт В является почти исключительно метаморфическим, а не иллювиальным.

Эти леса занимают преимущественно склоны умеренной и высокой крутизны (см. рис. 8.4 Б, В), однако в первой группе типов леса более 75% занимают почвы с содержанием литомасс до 18%, а во второй – такая же доля отведена их содержанию свыше 55%. По-видимому, здесь сказываются литология коренных пород, которая является одним из важнейших факторов выветривания (Карпухин и др., 1984), а также влажность самого гор. В. Почвы широколиственных лесов развиты на более мягких и рыхлых породах и в условиях более высокого летнего эдафического увлажнения, нежели почвы кедровников (см. рис. 4.8 Б и 7.2 Б). В результате в первом случае мы имеем соотношение Эл > Скл (ближе к Типу связи 1), а во втором – Эл < Скл (Тип 2).



Рис. 8.4. Экологические ниши зональных групп леса, флористических фратрий и групп типов леса в пространстве крутизны склонов.
Условные обозначения те же, что и на рис. 4.5.

Таблица 8.6

Нормированные частные коэффициенты связи механического состава гор. В почвы с флористическими фратриями и группами типов леса

Механический состав гор. В почвы	Флористические фратрии ($K(A;B) = 0,116$)						Группы типов леса ($K(A;B) = 0,120$)					
	Ох	Мм	Мк	МА	Ан	МО	ПЕ	Шл	Кш	ЕШ	Лист	ЛБ
Песок	0,66						0,55					
Супесь	0,18	0,52	0,17	0,15	0,06	0,11	0,18	0,33	0,06	0,07	0,19	
Легкий суглинок			0,31	0,29	0,23	0,21		0,25	0,23	0,28	0,24	
Средний суглинок		0,48	0,21	0,30	0,23	0,07		0,17	0,47	0,09	0,08	1,00
Тяжелый суглинок			0,31		0,47	0,21	0,14	0,25		0,28	0,24	
Глина	0,16			0,26		0,41	0,14		0,23	0,28	0,24	

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие области экологических ниш.

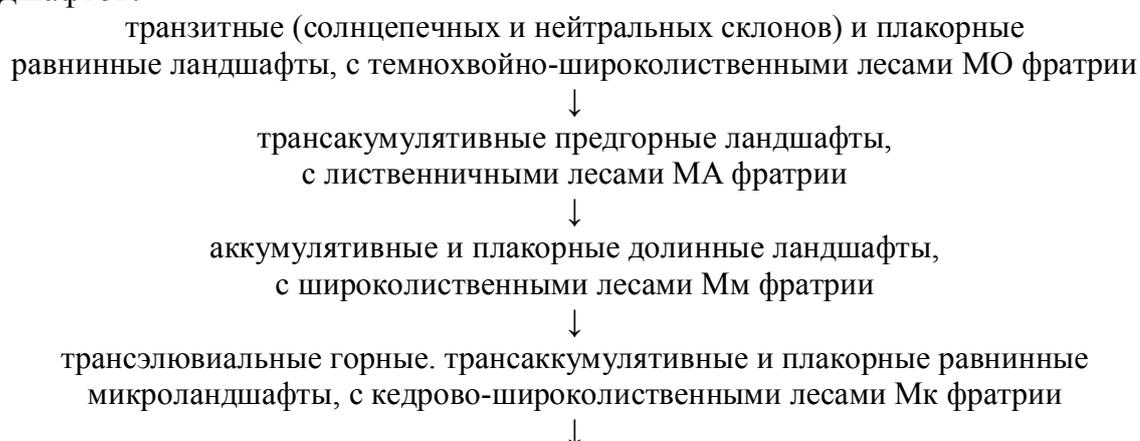
Особняком стоят буро-таежные оподзоленные почвы аянских пихто-еловых лесов – представителей охотской флоры, с малой и реже умеренной мощностью горизонта В (см. табл. 8.5; рис. 8.3 *Б, В*), с 55–65%-ным содержанием хрящевого песка, при весьма незначительном оглинении (см. табл. 8.6), и с высокой (80–85%) долей умеренного содержания литомасс (18–54%). Все это свидетельствует о гораздо меньшей зрелости этих почв по сравнению с описанными выше. Поскольку аянские пихто-ельники занимают склоны практически всего спектра крутизны (см. рис. 8.4 *Б, В*), наименее зрелыми должны быть почвы на наиболее крутых склонах, где до 10–20% составляют горизонты В, почти полностью сложенные обломками коренных пород.

Такая отрицательная аномалия в степени зрелости почв может быть связана с целым рядом причин – литогенных, климатических, геоморфологических и собственно фитоценологических. Аянские пихтово-еловые леса распространены, как правило, в верхней полосе низкогорных хребтов, сложенной массивно-кристаллическими породами, – в отличие от средней и нижней полос с менее плотным осадочно-метаморфическим комплексом пород и с рыхлыми четвертичными отложениями, на которых произрастают маньчжурские, маньчжурско-охотские и маньчжурско-ангаридские леса (см. рис. 4.9). Это, по-видимому, главный фактор замедленной эволюции почвенного профиля под аянскими пихто-ельниками. Специальные исследования, проведенные в Среднем Приамурье, показали (Ливеровский, 1969), что на гранитах и андезито-базальтах горизонт В является только метаморфическим и нарастает снизу. Он формируется главным образом за счет внутривещного выветривания, при незначительном лессиваже и слабо выраженном процессе оподзоливания (подтверждением последнего служит минимальная мощность в пихто-ельниках горизонта A_2 , см. табл. 8.15). Так формируется, по Б.Б. Полюнову (1934), сиаллитная ортоэлювиальная кора выветривания.

Далее, аянские пихто-ельники на 55–65% приурочены к тенистым склонам и редко встречаются на склонах солнцепечных (см. рис. 4.5 *А, Б*). Здесь в условиях

относительно низких температур (см. выше) биотические и соответственно почвенные процессы существенно замедлены, что таким образом способствует проявлению первого (литогенного) фактора. Минимальными оказываются масса подлеска и травостоя, а также производство и годичный оборот зеленой массы (см. рис. 8.2 Б; 8.3 Б; 8.1 Б; 8.4 В; табл. 8.13). Это резко снижает поступление к почве листового опада, который, как известно (Глазовская, 1981), разлагается гораздо быстрее хвойного. Соответственно ослабевают потоки «зрелой» органической массы в горизонт В.

Итак, подводя итог проведенному анализу, можно сказать следующее. Становление и функционирование буферных лесных сообществ на Приамурском борельном экотоне привело к появлению более зрелых почв по сравнению с почвами лесов базовых флор: маньчжурской, охотской и ангаридской, – на основе которых сформировались данные буферные формации. Особенно ярко это проявилось в лесных экосистемах с маньчжурско-охотской флорой, которые оказались, таким образом, наиболее развитыми не только по структуре и функционированию фитобиоты (см. выше), но и по степени зрелости почвы. Соответственно можно полагать, что в низкогорной Нижнеамурской субпацфике максимального структурно-функционального развития достигли транзитные микроландшафты солнцепечных и нейтральных горных склонов, а также те плакорные ландшафты межгорных равнин, лесная растительность которых сформирована буферной маньчжурско-охотской флорой (см. рис. 4.5 А). В целом выстраивается следующий ряд микроландшафтов Комсомольского заповедника в порядке снижения степени зрелости почв и соответствующего уровня структурно-функционального развития самих ландшафтов:



↓
 транзитные (преимущественно теневых склонов) и трансаккумулятивные
 ландшафты, с аянскими пихто-ельниками
 и широколиственно-еловыми лесами Ох фратрии
 ↓
 супераккумулятивные и аккумулятивные долинные ландшафты,
 с лиственничниками и лиственничными марями Ан фратрии.

9. ПОЛИСИСТЕМНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА И МИКРОЛАНДШАФТОВ

9.1. Интегральные параметры полисистемной организации. Сочетание информационных и теоретико-множественных методов анализа позволяет получить комплексные дискретные модели состояния географического пространства. В целях получения таких параметров проводились сначала теоретико-множественные вычисления мер нетранзитивных отношений между объектами, а затем – информационно-статистические расчеты разнообразия этих отношений в пределах данного фитоценологического или ландшафтного геопространства.

По матрицам отношений включения того или иного объекта с другими объектами данного ряда (флористических фратрий, групп типов леса, либо микроландшафтов) рассчитывались два комплексных параметра его состояния: 1) структурный и метаболический индексы объекта S^m_k , или индексы доминирования, характеризующие общий уровень его структурного или функционального развития; 2) показатель значимости объекта G_k в данном геопространстве, отображающий запас его гомеостатичности (упругой устойчивости). Эти параметры рассчитывались отдельно для структурных характеристик гео(эко)систем (признаки 2–14, см. главу 3, раздел 3.2), а также для запасов фитомасс (признаки 49–57, 68) и продуктивности. с комплексными показателями автотрофного биогенеза (признаки 58–60, 67, 70).

На структурных схемах результирующая картина уровней организации флористических фратрий, групп типов леса или микроландшафтов зафиксирована ребрами орграфов отношений включения. Стрелки связей направлены от менее развитых объектов в сторону более высокоразвитых. Для каждого объекта определялись число входных связей (n_i) и число связей выходных (n_j). Подсчитывалось также N – общее число связей в системе. Исходя из этого, структурно-метаболический индекс S^m_k k -го объекта определялся как

$$S^m_k = P_i - P_j + 1,$$

где $P_i = n_i/N$. $P_j = n_j/N$. Очевидно. $0 \leq S^m_k \leq 2$.

По параметру S^m_k группы луговых фитоценозов были подразделены на определенные *структурные* или *метаболические экотипы*. Как известно, понятие экотипов используется для выделения экосистем, адаптированных к местным почвенно-климатическим условиям (Быков. 1973; Одум. 1986). При $S^m_k \gg 1$ относительный уровень развития объекта достаточно высок. Это субоптимальная категория – *субдоминант*, который в функциональном аспекте именуется как *субмакроболический экотип*. Если при этом $n_j = 0$, то объект входит в оптимальную категорию, становится *доминантом – макроболитом*. По мере снижения своего метаболического индекса объект становится сначала *рядовым (темпоральным) членом* данного геопространства, т.е. *мезоболическим экотипом*. Наконец, при $S^m_k \ll 1$ он отличается наиболее слабо развитой структурой и пониженной напряженностью функционирования, поэтому переходит в субпессимальную и пессимальную категории *редуцированных экотипов – субмикроболитов* и

микроболитов. В последнем случае на структурной схеме доминирования оно не имеют входных связей ($n_i = 0$).

Комплексный параметр G_k раскрывает значимость данного объекта в отображении ими всего многообразия состояний входных экологических факторов (абс. высоты, соляной экспозиции и крутизны склона, литологии коренных пород и мехсостава почво-грунтов. гидротермических условий), что позволяет определить его место в структуре соответствующего геопространства. Параметр G_k численно описывает одну из сторон *устойчивости экосистемы* к внешним возмущениям. Устойчивость связана с явлением *гомеостаза* – внутреннего динамического равновесия в системе, которое постоянно поддерживается функциональной саморегуляцией ее компонентов (Одум, 1975). В иерархической лестнице механизмов устойчивости природных экосистем (Тишков, 1991, 2005) это не что иное как третий, самый высокий, уровень устойчивости (после собственно биотического и экотопического уровней). Он связан с «потенциалом инвариантности геосистемы» (Сочава, 1979) – физико-географическим фоном и ландшафтным каркасом (Коломыц, 1987, 1998), поэтому устойчивость, выраженную запасом гомеостатичности гео(эко)системы, правомерно относить к ее потенциальной устойчивости.

Для расчета запаса гомеостатичности объектов использовались матрицы мер их отношений включения $J_1(a_2; a_1)$ и $J_2(a_1; a_2)$. Величина G_k вычислялась как информационная функция разнообразия Шеннона:

$$G_k = [-P_i \cdot \log_2 P_i + P_j \cdot \log_2 P_j + 1] / [\log_2 N + 1].$$

где P_i и P_j – вероятности (в долях 1) входных и выходных связей соответственно, а N – общее число связей.

Параметры S^m_k и G_k тесно взаимосвязаны. Выделяя метаболические экотипы различных флор, лесных сообществ или микроландшафтов на основе обобщенных мер их структурно-функционального развития, мы одновременно определяем их гомеостатический потенциал, способствующий их устойчивости при тех или иных вариациях климатических и геоморфологических условий в данном геопространстве.

10.2. Флористические фратрии и группы типов леса. Полисистемная структура растительного покрова экспериментального полигона представлена теоретико-множественными моделями отношений сходства (N_k), структурными схемами отношений включения (J_k . рис. 9.1–9.6), а также интегральными параметрами состояния лесных сообществ различных флористических фратрий и групп типов леса (G_k и S^m_k , табл. 9.1).

Графы бинарных отношений сходства характеризуют по существу изоморфизм между членами каждой пары объектов, подобие их структуры или функционирования. В целом минимальным сходством обладают структурные характеристики лесов (см. рис. 9.1 а, 9.2 а). Гораздо более высок изоморфизм для параметров фитомасс (см. рис. 9.3 а, 9.4 а) и достигает он максимальных значений в параметрах продуктивности (см. рис. 9.5 а, 9.6 а). Это означает, что в условиях своей достаточно резко выраженной флористической и фитоценотической контрастности леса Приамурского бореального экотона обладают сравнительно близкими значениями производства органического вещества – основной характеристики их функционирования. В этом видится одно из феноменальных экологических следствий уникальных лесообразовательных процессов, описанных Б.П. Колесниковым (1956) для лесов Приморско-Приамурской субпацифики.

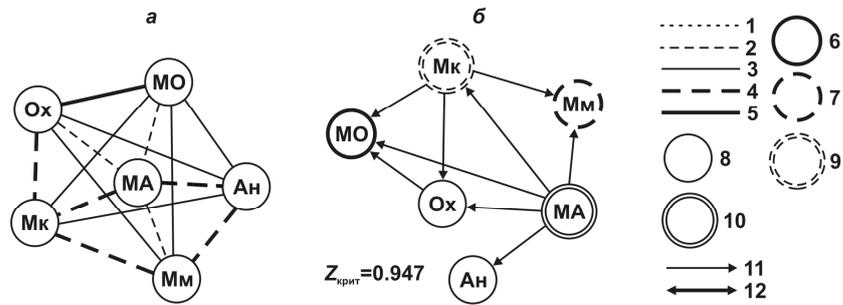


Рис. 9.1. Схемы нетранзитивных отношений между флористическими фратриями Приамурского бореального экотона по параметрам структуры лесных сообществ: граф отношений сходства (а); оргграф отношений доминирования (б)
 Меры сходства: 1 – 0,70–0,75; 2 – 0,76–0,80; 3 – 0,81–0,85; 4 – 0,86–0,90; 5 – 0,90–0,96.
 Экотипы лесных сообществ: 6 – доминанты; 7 – субдоминанты; 8 – темпоральные экотипы; 9 – субпессимальные; 10 – пессимальные. 11 – направление включения; 12 – связи толерантности

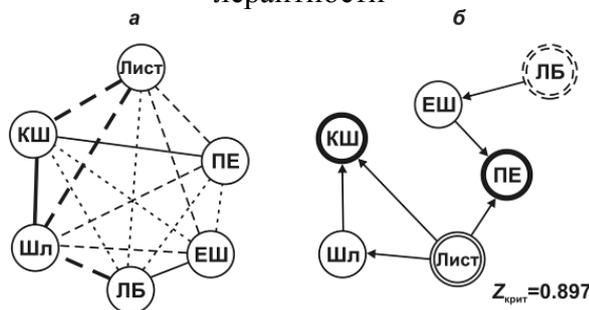


Рис. 9.2. Схемы нетранзитивных отношений между группами типов леса Приамурского бореального экотона по параметрам структуры лесных сообществ: граф отношений сходства (а); оргграф отношений доминирования (б)
 Условные обозначения те же, что и на рис. 9.1

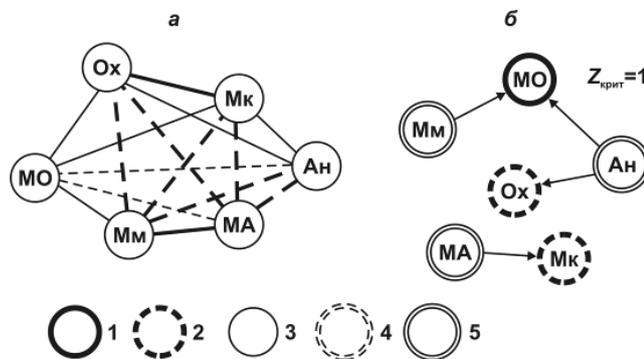


Рис. 9.3. Схемы нетранзитивных отношений между флористическими фратриями Приамурского бореального экотона по параметрам живых фитомасс в лесных сообществах: граф отношений сходства (а); оргграф отношений доминирования (б)
 Экотипы лесных сообществ (б): 1 – макроболиты; 2 – субмакроболиты; 3 – мезоболиты; 4 – субмикроболиты; 5 – микроболиты

Флористические фратрии как таксономически наиболее крупные дефиниции растительного покрова находятся на несколько более высоком уровне структурного изоморфизма по сравнению с группами типов леса. Это связано с тем, что современные фратрии формировались путем смешения различных исходных флор, поэтому одни и те же типы леса входят в состав нескольких фратрий, повышая тем самым степень их структурного сходства. Особенно отчетливой структурной однородностью отличаются леса, образующие связку флор: Мм – Мк – МА – Ан, с $N_k > 85\%$. Как видим, меридиональное смешение маньчжурских флор с флорой ангаридской, происходившее в геологические эпохи похолоданий и аридизации, приво-

дило к формированию более однообразной фитоценологической структуры лесного покрова. В эпохи же похолодания, сопровождавшегося высокой увлажненностью, происходила зональная трансгрессия охотской флоры, со смещением ее с флорами маньчжурскими. В итоге создавались гораздо более сложные и разнообразные буферные фитоценологические структуры.

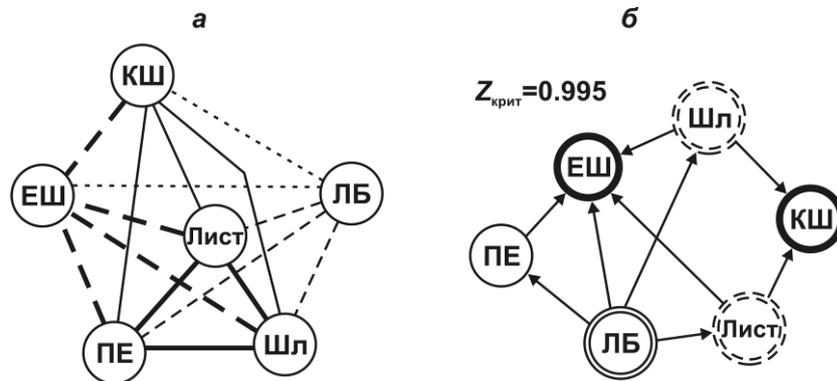


Рис. 9.4. Схемы нетранзитивных отношений между группами типов леса Приамурского бореального экотона по параметрам живых фитомасс в лесных сообществах: граф отношений сходства (а); оргграф отношений доминирования (б)

Условные обозначения те же, что и на рис. 9.1 и 9.3

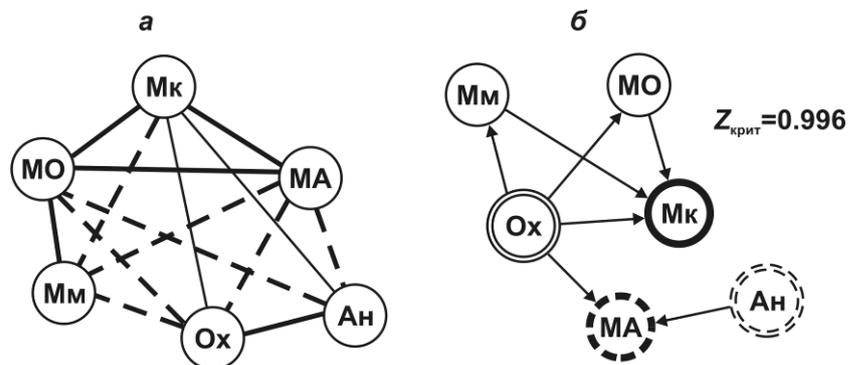


Рис. 9.5. Схемы нетранзитивных отношений между флористическими фратриями Приамурского бореального экотона по параметрам продуктивности лесных сообществ: граф отношений сходства (а); оргграф отношений доминирования (б)

Условные обозначения те же, что и на рис. 9.1 и 9.3

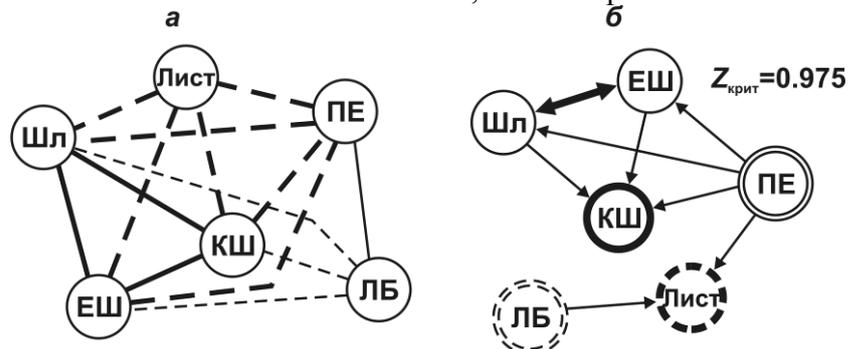


Рис. 9.6. Схемы нетранзитивных отношений между группами типов леса Приамурского бореального экотона по параметрам продуктивности лесных сообществ: граф отношений сходства (а); оргграф отношений доминирования (б)

Условные обозначения те же, что и на рис. 9.1 и 9.3

Не случайно максимальной взаимной структурной близостью (более чем 90 %-ный уровень сходства) характеризуются леса базовой охотской и буферной маньчжурско-охотской флор, в то время как представляющие их аянские пихтоельники и елово-широколиственные леса различаются весьма существенно ($N_k \leq$

75%). Однако, унаследовав от аянских лесов многие свои структурные характеристики, елово-широколиственные сообщества существенно отличаются от них более высокими запасами живых фитомасс (см. табл. 7.1) и продуктивности (см. табл. 7.6). Соответственно и меры функционального сходства лесов маньчжурско-охотской и охотской флор находятся в пределах 81–90% (рис. 9.3 и 9.4). В целом по интенсивности автотрофного биогенеза буферные леса МО фратрии сближаются с сообществами другой базовой фратрии – мезофильными широколиственными лесам ($N_k = 91–96\%$), имея почти такую же продуктивность (около 8,1 т/га год) при гораздо больших запасах общей живой фитомассы (204,1 т/га год против 139,2 т/га год).

Перейдем к рассмотрению экотипов лесного покрова, их структурного и функционального развития и потенциальной устойчивости. На орграфах отношений включения (см. рис. 9.1–9.6) почти отсутствуют взаимно однозначные связи (связи толерантности), а также критические связи, благодаря которым сохраняется целостность всей сети связей. Орграфы представлены исключительно слабыми связями, что в условиях высоких критических значений порогов неразличимости ($Z_{\text{крит}} = 0,90–1,00$) указывает на относительную структурную автономность рассматриваемых фитоэкосистем, т.е. на повышенную раздробленность их экологического пространства на Приамурском бореальном экотоне. Это должно предопределять достаточно пеструю мозаику локальных экосистемных реакций на одно и то же фоновое климатическое воздействие. Сходная картина наблюдается также на бореальном экотоне Волжского бассейна (Коломыц, 2008), что позволяет считать ее общей полисистемной закономерностью для этой трансконтинентальной переходной зоны.

Прежде всего, обратимся к наиболее древней и экзотичной базовой группе типов леса Приморско-Приамурской субпацифики (Сочава, 1946; Колесников, 1956; Куренцова, 1973) – кедрово-широколиственным лесам, которые на 33% составляют маньчжурскую мезофильную фратрию и на 22% – буферную маньчжурско-охотскую (см. табл. 4.2). Эти леса выступают экотипами-доминантами как по степени развития своей фитоценотической структуры, так и по уровню функционированию (конкретно – автотрофного биогенеза). Они имеют достаточно высокие значения структурно-метаболического индекса ($S_k^m = 1,22–1,34$) и обладают наибольшей потенциальной устойчивостью (запас гомеостатичности $G_k = 36–43\%$). Можно полагать, что в приамурских кедровниках реализуются одновременно две альтернативные эволюционные стратегии – стратегия максимального структурного развития (видового и ценотического разнообразия, субстратных параметров фитоценозы) и стратегия достижения максимальной биомассы. Другими словами, леса данной экологической группы обладают в соразмерной степени свойствами патиентности и виолентности. по терминологии Л.Г. Раменского (1971).

Аналогичные высокие показатели структуры и функционирования свойственны лесным сообществам буферной маньчжурско-охотской фратрии – главным образом неморальным пихто-ельникам и в меньшей степени – елово-широколиственным лесам (см.: рис. 9.1 б, 9.2 б; табл. 9.1). По уровню структурного развития они выступают экотипами-доминантами и сохраняют лидирующее положение также по запасам живой фитомассы (см. рис. 9.3 б, 9.4 б). Обладая соответственно максимальными запасами гомеостатичности (G_k), буферные сообщества МО флоры являются потенциально наиболее устойчивыми фитоценологическими образованиями. Вместе с тем, по текущей продуктивности эти лесные экосистемы

снижаются с доминирующих позиций макроболитов на темпоральный (средний) уровень, а неморальные пихто-ельники – даже на уровень пессимальный (микроболитный), отличающийся минимальными значениями автотрофного биогенеза.

Гораздо более сложную картину флорогенетических и фитоценологических экотипов образуют широколиственные леса, составляющие основу маньчжурских фратрий – как ксерофильной (на 67%), так и мезофильной (на 71%). Широколиственные леса с дубом Мк фратрии имеют менее развитую, чем у кедровников, фитоценологическую структуру – темпоральную и даже пессимальную ($S_k^m = 0.77$), с низкими (либо умеренными) запасами гомеостатичности ($G_k = 17\text{--}28\%$, см. табл. 9.1). Однако по параметрам фитомасс и продуктивности они выходят в разряд макроболитов или, по крайней мере, субмакроболитов ($S_k^m = 1,25\text{--}1,43$), с гораздо более устойчивым функционированием ($G_k \approx 50\%$).

Мезофильные же широколиственные леса характеризуются, напротив, более высокоразвитой структурой (субдоминант. $S_k^m = 1,22$), но сравнительно низкими показателями функционирования: по запасам фитомасс и продуктивности они относятся к мезоболитам или даже субмикроболитам ($S_k^m = 1,00\text{--}0,75$) и обладают слабо выраженной потенциальной устойчивостью ($G_k = 17\text{--}26\%$).

Таким образом, ксерофильные, с дубом, широколиственные леса сформировались по виолентной эволюционной стратегии – стремлению к достижению максимальной продуктивности и биомассы. Эта зона функционального оптимума фитоценоза, почвы и экосистемы в целом отличается устойчивостью и максимальной результативностью (Керженцев, 2001). Такая имманентно «запрограммированная стратегия биотического сообщества» (Сочава, 1974, с. 24) могла быть обеспечена только длительно устойчивыми благоприятными условиями абиотической среды. Данный верхнегорный анклав лесов приурочен к плоским вершинам и гребням хребтов и привершинных солнцепечным склонам (см. рис. 4.5 Б), с типами богатых (суглинистых и глинистых) умеренно увлажненных местообитаний С₂. С₃. D₂ (см. рис. 6.3 Б). В этих условиях формируется экологический оптимум горных широколиственно-кедровых лесов (Крестов, 1993).

Таблица 9.1

Меры гомеостатичности (G_k) флористических фратрий и типов леса, а также их структурно-метаболические индексы (S_k^m)

Параметры	Флористические фратрии							Группы типов леса					
	Мк	Мк	МО	Ок	МА	Ак	Шл	КШ	ЕШ	ПЕ	Лист	ЛБ	
Структура	G_k	0.355	0.170	0.367	0.271	<u>0.126</u>	0.324	0.279	0.427	0.279	0.426	<u>0.139</u>	0.158
	S_k^m	1.22	0.77	1.34	1.11	<u>0.45</u>	1.11	1.00	1.34	1.00	1.33	<u>0.50</u>	0.83
Живые фитомассы	G_k	0.167	0.500	0.500	0.500	0.167	<u>0.167</u>	0.211	0.355	0.365	0.240	0.209	<u>0.115</u>
	S_k^m	0.75	1.25	1.50	1.25	0.75	0.50	0.89	1.22	1.44	1.00	0.89	0.56
Продуктивность	G_k	0.263	0.400	0.263	0.141	0.398	0.158	0.238	0.366	0.240	0.115	0.357	0.156
	S_k^m	1.00	1.43	1.00	0.43	1.28	0.86	1.00	1.33	1.00	0.56	1.23	0.89

Примечание. По параметру S_k^m выделены экотипы лесных сообществ: 1) макроболиты и субмакроболиты – жирным шрифтом с подчеркиванием и без него; 2) микроболиты и субмикроболиты – курсивом с подчеркиванием и без него; 3) мезоболиты – рядовые экотипы (без выделения).

В то же время мезофильные широколиственные леса, произрастающие на субгоризонтальных предгорных равнинах и теневых склонах нижней полосы низкогогорья, сформировались в менее благоприятных условиях – избыточного увлажнения бедных песчано-супесчаных почв (типы местообитания А₄, В₄, С₄) и более низкой

летней температуры почвы (см. табл. 6.2). «В зоне пессимума структурные элементы экосистемы не справляются с реализацией функций метаболизма, слабые звенья выпадают, а их место занимают другие» (Керженцев, 2001, с. 23). Это и направило их развитие по пациентной стратегии, с обостренной межвидовой конкуренцией, которая снизила общий автотрофный биогенез, но привела к формированию более разнообразных фитоценологических структур широколиственного леса.

Гораздо менее отчетливо выражены экотипы темнохвойных лесов охотской флоры, поскольку в нашей статистической выборке данная фратрия только на 56% состоит из аянских пихто-ельников, а остальные 44% образуют смешанные леса. В целом можно допустить, что развитие этих лесных формаций шло аналогично мезофильным широколиственным лесам – по пациентной стратегии (достижения структурного разнообразия в ущерб биомассе). Лиственничные же леса, составляющие на 45% буферную маньчжурско-ангаридскую фратрию, развивались, напротив, по виолентной стратегии, с упрощением своей фитоценологической структуры, но с повышенным уровнем функционирования (см. табл. 9.1).

9.3. Буферные темнохвойно-широколиственные леса Приамурской субпацифики – феноменальное явление эволюционного лесообразовательного процесса. Проведенный анализ параметров структуры и функционирования лесных экосистем Нижнеамурской субпацифики позволяет сделать ряд заключительных выводов, которые подчеркивают *эволюционный характер* произошедшего в ней *лесообразовательного процесса*, основанного на флористическом богатстве лесных фитоценозов и включающего многообразие их сукцессионных смен. Речь идет о формировании характерных для экотонных систем *буферных лесных сообществ*, ярким примером чего служат леса маньчжурско-охотской фратрии. Последняя сформировалась, как уже говорилось, на основе двух базовых фратрий – маньчжурской мезофильной и охотской. Согласно данным спорово-пыльцевых анализов (Ахметьева, 1977; Короткий и др., 1999), полидоминантные широколиственные леса, представленные современной маньчжурской флорой, на Юге Дальнего Востока были распространены уже в теплые климатические эпохи начала эоплейстоцена (в интервале 1,6–1,2 млн. л.н.). Проникновение же в Нижнее Приамурье охотской темнохвойной тайги относится к климатическому минимуму раннего плейстоцена (около 0,9 млн.), а бореальных ангаридских лесов – к холодным эпохам среднего плейстоцена (не позднее 300 тыс. л.н.).

Темнохвойные таежные леса относятся к наиболее высокоорганизованным, т.е. наиболее развитым в эволюционном отношении лесным сообществам, что проявляется в их эффективности использования ресурсов среды и «мощности» средообразующего влияния (Мазинг, 1970). Несомненно, внедрение темнохвойнотаежных элементов в маньчжурские кедрово-широколиственные леса имело позитивный эволюционный характер, что и отразилось в основных структурно-функциональных характеристиках лесных новообразований.

Буферные маньчжурско-охотские лесные фратрии отличаются от лесов не только своих базовых, но и других фратрий, прежде всего, более мощным развитием древесного яруса, что выражается в резком повышении средней высоты древесного и класса бонитета, а также в сохранении от маньчжурских лесов максимально-го флористического разнообразия древесного яруса (см. табл. 2.1). По развитию нижних ярусов: подлеска и напочвенного покрова, – они так же в числе лидеров и уступают лишь лесам маньчжурской мезофильной фратрии.

Маньчжурско-охотские елово-широколиственные и неморальные пихтово-еловые леса характеризуются также наиболее высокими показателями накопления живого органического вещества – максимальной скелетной, зеленой и общей фитомассой (как надземной, так и суммарной, см. табл. 7.1 и 7.3). Далее, им свойственны максимальные же или близкие к ним значения парциальной и общей продуктивности (см. табл. 7.6 и 7.8). Обладая соответственно максимальными запасами гомеостатичности, буферные сообщества МО флоры являются потенциально наиболее устойчивыми фитоценологическими образованиями.

Эти леса в целом имеют наибольший возраст (таксономическая норма 133 года), однако объяснить только этим экстремальные значения органического депозита вряд ли возможно. Лесные фитоценозы обеих базовых фратрий (Мк и Ох) имеют ненамного более молодой возраст (по норме 101–116 лет), однако при той же примерно продуктивности они обладают гораздо более низкими парциальными и суммарными результатами автотрофного биогенеза.

Наконец, леса МО флоры характеризуются отличительными от других типов леса особенностями детритной ветви метаболизма, которые отражены в морфологических и физико-химических свойствах почвы (см. главу 7). В них скорость разложения мортмассы замедлена, что дает наиболее мощную лесную подстилку, однако ослабление процессов минерализации сопровождается усилением синтеза гуминовых веществ, поэтому мощность гумусового горизонта почвы достигает здесь высоких значений, а сам гумусовый профиль распространяется наиболее глубоко в почву, проникая даже в горизонт В. Одновременно почвы этих лесов отличаются признаками наиболее интенсивных процессов иллювиирования, лессиважа и внутрипочвенного выветривания, что позволяет считать эти почвы в рассматриваемом ряду флористических и фитоценологических образований как наиболее зрелые, т.е. максимально близкие к равновесному (климаксовому) состоянию. По-видимому, максимального уровня структурно-функционального развития достигли и сами микроландшафты транзитных (солнцепечных и нейтральных склонов), а также плакорные равнинные ландшафты с темнохвойно-широколиственными лесами МО фратрии.

Таким образом, произошло не простое трансзональное смешение маньчжурской мезофильной и охотской флор. Сформировались буферные лесные экосистемы с более развитой структурой и с более разнообразным функционированием по сравнению с экосистемами базовых флор. Елово-широколиственные и неморальные пихтово-еловые леса МО фратрии оказались наиболее близки к *эволюционному климаксу*, по терминологии А.Н. Криштофовича (1946), как последней, наивысшей стадии развития растительности при данных зонально-региональных климатических условиях.

«Стадия климакса в наибольшей степени соответствует динамическому равновесию экосистемы с факторами окружающей среды, максимальному КПД экотопа» (Керженцев, 2006, с. 53), что и позволяет считать леса буферной МО фратрии *эволюционным феноменом семейства бореальных лесов*. Доказано (Васильев, 1946), что климакс формируется *миграционными процессами* в растительном покрове, т.е. теми движущими силами его эволюции, которые как раз и создают буферные лесные сообщества.

Можно полагать также, что главная биосферная функция маньчжурско-охотских смешанных лесов на Тихоокеанском мегаэотоне Юга Российского Дальнего Востока состоит в высоких показателях биогенной аккумуляции веществ,

препятствующей выщелачиванию химических элементов. Согласно А.И. Перельману (1975), это есть не что иное как наиболее развитый в данных зонально-региональных условиях механизм отрицательной обратной биокосной связи, который способствует стабилизации почвенно-биотического «ядра» природных комплексов. Возникновение феноменального явления маньчжурско-охотской фратрии – новой, более высокоорганизованной системы лесных формаций, мы рассматриваем в качестве одного из результатов эволюционных фитоценологических процессов, произошедших в недавнем геологическом прошлом на бореальной экотоне Приморско-Приамурской субпацифики. Налицо убедительное подтверждение выдвинутых в работах (Коломыц, 1987; Панфилов, 2005) концептуальных положений о Тихоокеанском мегаэктоне Северной Евразии как очаге эволюционных процессов в континентальной биосфере. Несколько ранее аналогичные идеи были изложены Б.А. Юрцевым по отношению к флорогенезу северного крыла мегаэктона – Беринги, которую он именовал «своеобразной флорогенетической лабораторией северных зон Земли» (1974, с. 144).

Возникновение другой буферной фратрии – маньчжурско-ангаридской на базе маньчжурской ксерофитной и восточносибирской фратрий не получило столь яркого структурно-функционального эффекта (см. табл. 7.1, 7.3, 7.6 и 7.8). По всем указанным параметрам эти буферные сообщества занимают промежуточное положение между лесами базовых фратрий, и только по мерам флористического разнообразия древостоя и подлеска они оказались близки к маньчжурским ксерофильным лесам.

Из приведенных материалов логично вытекает еще один немаловажный вывод: широтно-зональная (север ↔ юг) трансгрессия древесно-кустарниковых видов и в целом фитоценозов в окраинно-материковом секторе Тихоокеанского мегаэктона Евразии выразилась гораздо сильнее и дала несравнимо более высокий структурно-функциональный эффект в лесном покрове региона по сравнению с долготно-секторной (восток ↔ запад) трансгрессией. Столь явное преобладание лесообразовательного процесса первой группы над процессом группы второй могло осуществиться только при длительно устойчивом сохранении океанических черт в самой региональной биоклиматической системе Приморско-Приамурской субпацифики. Флорогенетический анализ островодужных экосистем подтверждает (Крестов, 2004), что умеренно суровый экстра-океанический климат и наличие мостов суши способствовали наиболее активной миграции фитобиоты. Современная геологическая эпоха на Юге Дальнего Востока характеризуется сочетанием морской трансгрессии с гидротермическими условиями, близкими к среднечетвертичному (рисс-вюрмскому) климатическому оптимуму (Никольская, Тимофеев, 1966; Короткий и др., 1999), когда преобладала как раз широтная миграция элементов флоры и усиливались ее долготные (западно-восточные) контрасты (Юрцев, 1974). В этом и проявляется столь резко выраженная на Тихоокеанском мегаэктоне Северной Евразии долготная биоклиматическая секторность, существенно преломляющая и усложняющая общий фон широтной зональности.

9.4. Очаговые тенденции современного лесообразования в микроландшафтах. Оценку полисистемного фито-экологического пространства микроландшафтов проведем путем сопряженно-анализа их отношений сходства (рис. 9.7, I а; 9.7, II а; 9.7, III а) и включения (рис. 9.7, I б; 9.7, II б; 9.7, III б), а также интегральных параметров пространственной организации (табл. 9.2). Здесь важно обратить внимание на критические пороги неразличимости $Z_{\text{крит}}$ отношений включения

объектов. Этот параметр указывает на то минимальное значение их $J(a_i; b_i)$, при котором еще сохраняется непрерывная цепь пересечения структурных или метаболических ниш фитобиоты, что и обеспечивает соответствующую целостность самой региональной ландшафтной системы, а также преемственность взаимных переходов ее элементов (микроландшафтов) друг в друга при том или ином внешнем воздействии.

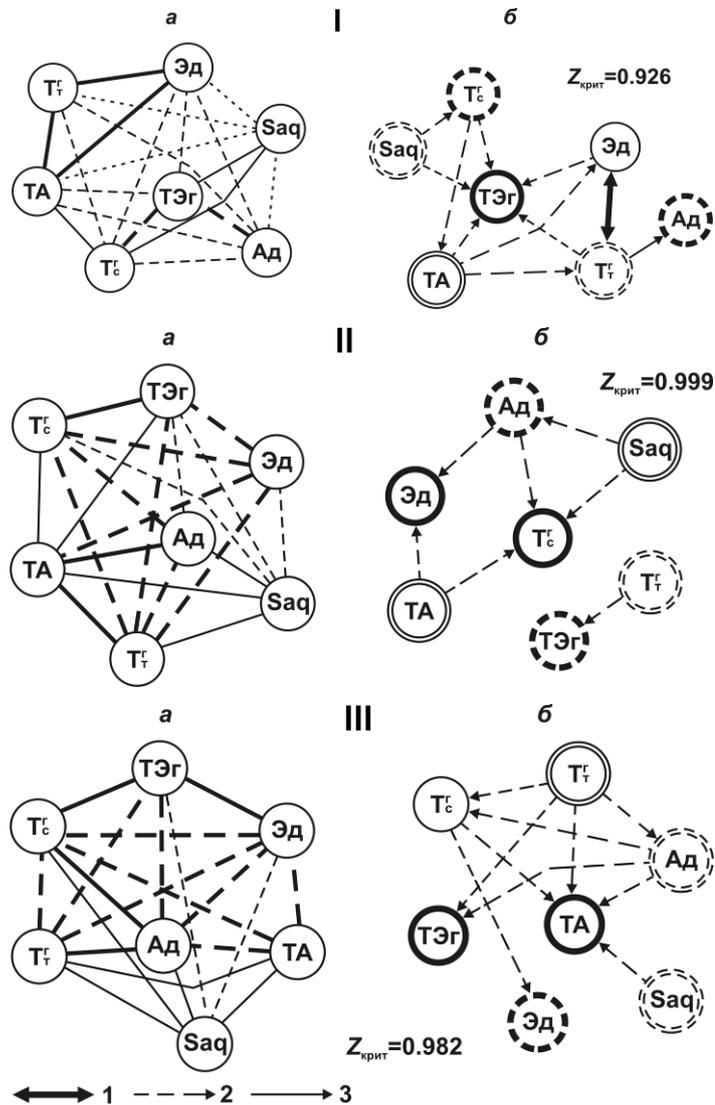


Рис. 9.7. Схемы нетранзитивных отношений между равнинно-низкогорными микроландшафтами Приамурского бореального экотона

Условные обозначения. Параметры состояния микроландшафтов: I – структурные; II – живые фитомассы; III – продуктивность. Структурные схемы: а – отношений сходства; б – отношений включения. Связи отношений включения: 1 – толерантности; 2 – слабые; 3 – рядовые. Остальные обозначения те же, что и на рис. 9.1

Равнинно-низкогорное ландшафтное пространство на бореальном экотоне Приамурской субпацифики характеризуется явной раздробленностью и территориальной контрастностью, что соответствует такой же дискретности флористических фратрий и групп типов леса (см. выше). Преобладающая теснота структурных фитоценологических связей между микроландшафтами лежит в пределах 76–85%. В то же время по запасам фитомассы и продуктивности эти связи в основном превышают 85%-ный рубеж и нередко достигают 92–98%.

Таблица 9.2

**Меры гомеостатичности (G_k) и их структурно-метаболические индексы (S_k^m)
в фитоценоотическом блоке различных микроландшафтов**

Параметры		Группы микроландшафтов						
		ТЭг	T_T^I	T_C^I	ТА	Эд	Ад	Saq
Структура	G_k	0,333	0,201	0,249	<u>0,103</u>	0,218	0,282	<u>0,126</u>
	S_k	1,526	0,923	1,143	<u>0,471</u>	1,000	1,292	<u>0,577</u>
Живые фито- массы	G_k	0,367	0,158	0,400	<u>0,127</u>	0,399	0,232	<u>0,127</u>
	S_k	1,14	0,86	1,43	<u>0,71</u>	1,29	1,14	<u>0,71</u>
Продуктив- ность	G_k	0,339	<u>0,109</u>	0,224	0,343	0,294	0,180	0,154
	S_k	1,27	<u>0,64</u>	1,00	1,37	1,09	0,82	0,91

Примечание. Условные обозначения см. в Примечании к табл. 9.1.

Связность орфа отношений включения микроландшафтов по их структурным фитоценоотическим характеристикам (см. рис. 9.7, I б) обеспечивается относительно низким значением порога банальности $Z_{крит}$, при котором имеют место не только слабые или критические связи, но и связи толерантности – взаимно однозначного соответствия (Андреев, 1980), формирующего *типологическое ядро регионального экологического пространства*. Это означает, что полисистемное пространство Приамурского бореального экотона характеризуется также относительно высокой степенью межкомплексных (субгоризонтальных) взаимодействий, которое нашло отражение в описанном выше взаимном проникновении флор и фитоценоотических структур и привело к формированию буферных природных комплексов – феноменального явления в умеренном поясе Азиатской окраинно-материковой субпацфики.

По своей фитоценоотической структуре наиболее тесную связку мер сходства ($N_k = 93-94\%$) образуют три группы микроландшафтов: транзитные теневые горные склоны (T_T^I), предгорные трансаккумулятивные комплексы (ТА) и примыкающие к ним равнинно-долинные плакоры (Эд). Данная триада отличается минимальными запасами гомеостатичности (см. табл. 9.2), т.е. она наименее устойчива к внешним возмущениям, и формирует, как уже говорилось (см. главу 7, раздел 7.2.1), пессимально-субпессимальную плеяду типов леса по запасам фитомасс и продуктивности. При этом типологическим ядром регионального полисистемного пространства служит тандем элювиальных долинных (плакорных) и транзитных теневых склоновых микроландшафтов (см. рис. 9.7, I б). Следовательно, именно эти две группы природных комплексов (Эд и T_T^I) правомерно считать субрегиональными представителями зонального биоклиматического фона на Приамурском бореальном экотоне. Соответственно можно полагать, что и сама *региональная биоклиматическая норма экотона должна иметь относительно низкие значения биологического круговорота и повышенную чувствительность лесных сообществ к климатическим колебаниям*.

Вторая, менее ярко выраженная связка мер сходства по фитоценоотической структуре включает микроландшафты низкогорных водоразделов, транзитных солнцепечных склонов и аккумулятивных долинных местоположений. Здесь создаются положительные экстразональные гидротермические условия и возникает оптимальный «полос» продуктивности и формирования фитомассы. По уровню структурного развития в качестве экотипа-доминанта выступает $T_{гор}$ группа мик-

роландшафтов с относительно высокой устойчивостью ($G_k > 33\%$), а субдоминантами являются $T_T^Г$ и $A_{\text{дол}}$ менее устойчивые ландшафтные группы. Таким образом, по фитоценотической структуре сформирована единая «однополярная» система пространственных связей между микроландшафтами, в центре которой оказываются плоские вершины и гребни низкогорных хребтов и привершинные (главным образом солнцепечные) склоны.

При переходе от структурных фитоценотических параметров к функциональным общая степень сходства между микроландшафтами значительно возрастает. Однако на этом фоне орграфы отношений включения существенно усложняются. Как по биомассе, так и по продуцируемости они представлены исключительно слабыми связями при высоких значениях $Z_{\text{крит}}$ (см. рис. 9.7, II б и III б). Региональное функциональное пространство оказывается «многополярным», раздробленным на отдельные структурные элементы, с появлением несвязанных между собой нескольких макроболитов ($Эд$, $T_c^Г$, $TЭг$, $ТА$) и субмакроболитов ($TЭг$, $ТА$, $Ад$), каждый из которых имеет свои подчиненные микроболиты, либо субмикроболиты. Возникает значительная пестрота регионального функционального пространства, более ярко выраженная, чем пестрота структурно-фитоценотическая.

Итак, описанные выше лесообразовательные процессы в окраинно-материковом секторе Тихоокеанского мегаэктона (см. главу 2, раздел 2.4) создали единую («однополярную») пространственно упорядоченную региональную систему структурных фитоценотических связей между микроландшафтами. Вместе с тем, функциональное (метаболическое) пространство оказалось «многополярным» – раздробленным на отдельные блоки со своими векторами отношений включения. Налицо явная дисконформность (рассогласование) двух характеристик полисистемной организации регионального геопространства – структурной и функциональной. Считать это проявлением свойств патентности и виолетности различных видов лесной фитобиоты по отношению к самим микроландшафтам нет оснований, поскольку большинство групп типов леса распространены по всему спектру высотно-экспозиционной зональности (см. рис. 4.5 Б) и встречаются во всех группах типов ландшафтов (см. рис. 5.3 Б).

Причину выявленной дисконформности следует, по-видимому, искать в новых тенденциях изменений лесного покрова данного экорегиона. Как известно (Злотин, 1987; Коломыц, 2008), первопричиной и движущей силой функционально-структурных перестроек гео(эко-)систем является обострение латеральных (межкомплексных) природных отношений и взаимодействий в периоды нарушения достигнутой ранее (в той или иной степени) устойчивости этих систем. Нарушения могут произойти под действием как внешних (климатических) сигналов, так и внутренних (эндоэкогенетических) процессов (см. главу 2, раздел 2.4). При этом первоочередные сдвиги происходят не в структурных характеристиках гео(эко-)систем, а в параметрах их функционирования, в том числе в малом биологическом круговороте (продуцировании и разложении фитомассы). Эти сдвиги занимают в таежной зоне первые несколько лет, а в подзоне широколиственных лесов совершаются в течение года (Коломыц, 2003; Осипов, 2004). Данный период по своей продолжительности вполне адекватен общему сдвигу ландшафтно-экологических условий, поэтому территориальная мозаика функциональной релаксации гео(эко-)систем должна выявить очаги их предстоящих эволюционных преобразований. Для структурной же перестройки лесной фитобиоты требуется 2–3 поколения основных лесообразующих пород – до 250–300 лет (Пузаченко, 1996).

Таким образом, «многополярное» дробление функционального фитоценологического пространства на Приамурском бореальном экотоне, с переходом лесных сообществ отдельных микроландшафтов из одного экотипа в другой и с усложнением всей системы межкомплексных отношений и связей (по сравнению с пространством структурным), можно рассматривать как определенные *механизмы зарождения новых фитоценологических структур*. Поскольку фитобиота из фактора, стабилизирующего геосистему (Сочава, 1978), превращается в фактор динамико-преобразующий, соответствующие изменения должны происходить и в структуре самих микроландшафтов.

Приведем несколько примеров таких *эволюционных очагов* на территории Комсомольского заповедника. Пихтово-еловые леса и в меньшей степени кедровники и лиственничники предгорных ТА микроландшафтов по своей структуре и запасам фитомассы находятся в категории пессимумов (наименее развитых сообществ, см. рис. 9.7: I б и II б). Однако текущая продуктивность их резко возрастает, и они становятся доминантами-макроболитами, наравне с лесами ТЭг микроландшафтов, к которым они и будут стремиться в своих структурных преобразованиях (см. рис. 9.7, III б). Определенные сдвиги в сторону активизации автотрофного биогенеза намечаются также в лесных сообществах элювиальных долинных плакоров (Эд), которые будут терять связи толерантности с лесами теневых горных склонов и, по-видимому, сближаться с предгорными ТА сообществами.

Группа же широколиственных и смешанных лесов аккумулятивных долинных (Ад) микроландшафтов, наоборот, обнаруживают тенденцию к снижению своей продуктивности. Оставаясь пока субоптимальным структурным экотипом, они переходят по уровню функционирования в категорию субмикроболитов. Структурным прообразом их будущих состояний могут служить пихто-ельники и елово-широколиственные леса прилегающих ландшафтов теневых горных склонов (T^{Γ}_T). Менее резко выраженную отрицательную функциональную динамику обнаруживает также большая группа типов леса (кедрово- и елово-широколиственных и пихтово-еловых) в ландшафтах солнцепечных и нейтральных горных склонов.

В целом максимальной изменчивостью своей фитобиоты должны характеризоваться микроландшафты низменных равнин, речных долин и предгорий (ТА, Эд, Саг), которые по своей фитоценотической структуре имеют минимальные запасы гомеостатичности (см. табл. 9.2). Умеренная изменчивость свойственна лесному покрову теневых горных склонов. Наконец, наименее изменчивы леса низкогорных водоразделов, а также прилегающих к ним солнцепечных и нейтральных горных склонов. Они обладают максимально высокими значениями структурно-метаболического индекса и запасов не только структурной, но и функциональной устойчивости.

Таковы некоторые тенденции предстоящих функционально-структурных изменений лесного покрова, которые намечаются по нашей теоретико-множественной модели в низкогорно-долинных микроландшафтах Нижнеамурской субпафифики. Эта модель обладает несомненно определенными *прогнозными свойствами*, хотя сама по себе не позволяет выявить первопричины тех или иных эволюционных процессов. Она вскрывает очаги и направления наиболее вероятных структурных преобразований лесных экосистем, прообразами которых служат их уже существующие функциональные состояния.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На примере Приамурской субпацфики – подтаежного экорегиона Нижнего Приамурья впервые проведен опыт многомерного эмпирико-статистического моделирования ландшафтных связей, структуры и функционирования флористических и фитоценологических образований в окраинно-материковом секторе Тихоокеанского мегаэктона Северной Евразии. Установлены основные черты пространственной организации бореальных ландшафтов субпацифического типа.

Кратко охарактеризуем основные результаты проведенного исследования.

А. Фитоценологическая и ландшафтная структурная организация

1. Моносистемные низкогорно-ландшафтные структуры бореального экотона на Тихоокеанской материковой окраине имеют сравнительно густую сеть умеренных и слабых межкомпонентных связей. Наличие множества почти равнозначных магистральных путей информационных взаимодействий (с основными и второстепенными каналами связей у многих признаков и с наличием связей-дублеров) означает, во-первых, еще недостаточно развитую иерархическую структуру моносистемной ландшафтной организации, а во-вторых, – потенциальную возможность создания сходных фитоценологических образований при различных сочетаниях геолого-геоморфологических и гидроэдафических факторов. Это приводит к существенному диффузному «размыву» и нередко к разрыву экологических ниш фитобиоты, к появлению в нише нескольких экологических доминантов, к формированию анклавов, наконец, к возникновению смешанных (буферных, по терминологии В.Б. Сочавы) флорогенетических и лесотипологических образований.

Указанные признаки свидетельствуют о том, что моносистемная ландшафтная структура бореальной окраинно-материковой субпацфики Евразии создавалась в недавнем прошлом и создается ныне миграционными биогеоценологическими процессами. Необходимым условием проявления этих процессов были и остаются резко выраженные сезонные гидротермические контрасты, связанные с муссонной циркуляцией воздушных масс.

2. С переходом от Тихоокеанского мегаэктона к внутриконтинентальным районам Русской равнины (в том же зональном диапазоне), прошедшим весьма значительный путь субаэрального развития, прослеживаются распад наиболее слабых связей и резкое усиление связей наиболее значимых. Это означает, что здесь сформирована более развитая иерархическая структура моносистемной ландшафтной организации, которая стала более четко эшелонированной, со снижением информационного «шума» по основным каналам связей и с усилением роли промежуточных узлов-ретрансляторов. Повышается также жесткость взаимной детерминации геоморфологических и гидроэдафических признаков. Наконец, происходит сужение экологических ниш признаков-индикаторов (типов леса и биогеоценозов), с более четким выражением их доминирующих областей. Как результат всех этих процессов – уменьшаются био- и георазнообразие внутриматериковых природных комплексов.

3. В условиях муссонно-континентального климата высотная биоклиматическая поясность низкогорья проявляется весьма избирательно и в целом существенно нарушается экспозиционными контрастами. Преломление высотной поясности комплексным фактором циркуляционно-соляной экспозиции обусловлено двойственностью самой региональной биоклиматической системы Юга Дальнего Востока. Проведена эмпирико-статистическая ординация флористических фратрий и

групп типов леса по высотно-экспозиционной (дислокационной, по И.Н. Гарцману) географической зональности и гидро-литоморфным факторам Нижнеамурского низкогорья. Характерным экологическим следствием дислокационной зональности является проникновение представителей различных флор в те иные типы леса избирательно по высотным полосам и солярно-циркуляционным экспозициям склонов различной крутизны, а также в связи с литологией коренных пород. Сочетания этих оро-климатических условий создало определенные «экологические коридоры» для миграционных потоков фитобиоты и отбора новых растительных сообществ – основных процессов эволюционных преобразований лесного покрова Юга Дальнего Востока, согласно концепции Криштофовича–Васильева–Сочавы–Колесникова.

Корреляция групп типов леса с образующими их флористическими фратриями исключительно высока, а экологические ниши «размыты» очень мало и представлены главным образом своими доминирующими областями и многочисленными анклавами. Произошла территориальная дифференциация лесообразовательного процесса по сочетанию абсолютных высот, литологии коренных пород и циркуляционно-солярной экспозиции склонов, с формированием соответствующих фитоценологических структур. В этом видится один из механизмов возникновения известного флористического богатства и видовой насыщенности лесов Приморско-Приамурской субпацифики.

4. Теоретико-множественные структурные модели показали, что полисистемное пространство Приамурского бореального экотона характеризуется относительно высокой степенью межкомплексных (субгоризонтальных) взаимодействий. Формирование современного лесного покрова данного экорегиона происходило при значительном смещении базовых флор (маньчжурских мезо- и ксерофитной, охотской и ангаридской), при взаимном проникновении фитоценологических структур, что привело к формированию буферных лесных формаций – феноменального биогеографического явления в умеренном поясе Азиатской окраинно-материковой субпацифики.

Установлено, что флористические фратрии как таксономически наиболее крупные дефиниции растительного покрова находятся на более высоком уровне структурного изоморфизма по сравнению с группами типов леса. Современные фратрии формировались путем смещения различных исходных флор, поэтому одна и та же группа типов леса входят в состав нескольких фратрий, повышая тем самым степень их структурного сходства. Определена степень изоморфизма базовых и производных от них буферных флор и групп типов леса. По этим же моделям удалось установить, какая из двух основных эволюционных стратегий, по Л.Г. Раменскому, реализовалась при формировании тех или иных лесных экосистем региона – виолентная (стремление к достижению максимальной продуктивности и биомассы) или пациентная (создание наибольшего видового и ценологического разнообразия).

5. По зональной структуре напочвенного покрова как показателя «биологически равноценных местообитаний» (терминология Морозова–Каяндера) установлено, что обе буферные фратрии: маньчжурско-охотская и маньчжурско-ангаридская, – сформировались на основе одной и той же базовой маньчжурской мезофитной фратрии, которая по данному фактору оказалась ближе к другим базовым фратриям, нежели ксерофитный вариант маньчжурской флоры. Модельные отношения структурного и функционального сходства показали, что смешанные леса буферной маньчжурско-охотской фратрии унаследовали свои основные структурные ха-

рактики в большей мере от лесов базовой охотской фратрии, нежели от сообществ другой базовой фратрии – маньчжурской мезофильной. Однако они имеют более высокую, чем аянские пихто-ельники, продуктивность и большие запасы живых фитомасс, сближаясь по первому параметру с широколиственными лесами другой базовой фратрии, а по второму – даже значительно превосходя их.

Наиболее богатые по флористическому составу древостоя и подлеска маньчжурские кедрово-широколиственные леса имеют определенную примесь пихтово-еловых древостоев и еще большую – лиственничных. В напочвенном покрове этих лесов присутствуют так же почти в равной мере как неморальные, так и бореальные виды. Налицо существенное внедрение представителей континентальной ангаридской флоры (прежде всего лиственницы) и субокеанических аянских темнохвойных лесов в северные кедровники Нижнего Приамурья. Это характерный признак флорогенетической структуры основной зональной лесной формации Приамурского бореального экотона.

Б. Функциональная организации лесных экосистем

1. С помощью теоретико-множественных моделей выявлены отношения сходства лесных сообществ по автотрофному биогенезу. Установлено, что в условиях своей достаточно резко выраженной флористической и фитоценотической контрастности леса Приамурского бореального экотона обладают сравнительно близким значениями производства органического вещества – основной характеристики их функционирования. В этом видится одно из феноменальных экологических следствий уникальных лесообразовательных процессов, описанных Б.П. Колесниковым для лесов Приморско-Приамурской субпацифики.

По экологическим доминантам и таксономическим нормам максимальные запасы фитомасс имеют кедрово- и пихтово-широколиственные и пихтово-еловые леса горных склонов южной и юго-западной экспозиции, а также плоских гребней хребтов. Дополнительным позитивным фактором является повышенная атмосферная увлажненность этих местообитаний. Резкое снижение продуктивности пихто-ельников, лиственничников и елово-широколиственных лесов, занимающих теневые склоны низкогорий, указывает на то, что лимитирующим фактором продуктивности лесов Приамурского бореального экотона является теплообеспеченность. Промежуточное положение между двумя указанными «полюсами» продуктивности: оптимальным и пессимальным, – занимают элювиальные (плакорные) природные комплексы предгорных равнин, где господствуют широколиственные, а также кедрово- и елово-широколиственные леса маньчжурских флор и маньчжурско-охотской флоры. Эти лесные сообщества приобретают определенную адаптивную структуру, которая восполняет потерю древостоями запасов фитомассы. Такая адаптация выражается в увеличении (по сравнению с пессимальными местообитаниями) продуктивности напочвенного покрова, а также в развитии кустарникового яруса с соответствующим повышением его производительности.

2. Почти все группы типов леса и соответствующие им флористические фратрии укладываются в достаточно узкий диапазон сравнительно низких значений комплексных параметров автотрофного биогенеза. Минимальным годовым оборотом надземной фитомассы отличаются аянские пихто-ельники и лиственничники транзитных микроландшафтов преимущественно теневых склонов. К ним приближаются также горные и равнинные елово-широколиственные леса буферной маньчжурско-охотской флоры. Широкий диапазон более высоких значений коэффици-

ента оборота свойствен маньчжурским широколиственным и кедрово-широколиственным лесам. Наконец, долинные листовничные мари имеют максимальные величины годового оборота надземной органики, что является отличительной особенностью структуры автотрофного биогенеза в условиях крайне избыточного почвенно-грунтового увлажнения.

3. На основе известного принципа оптимальности, выраженного аллометрическим законом (Р. Розен, Д. Харвей), проведена оценка функциональной зрелости лесных сообществ в различных микроландшафтах с помощью двух параметров: отношения продуктивности к фитомассе и аллометрического коэффициента. Функциональное состояние большинства ландшафтов, в том числе элювиальных долинных (плакорных), на Приамурском бореальном экотоне оказалось весьма далеким от равновесного (климаксового) состояния, что указывает на общую для данной субпацфики относительно низкую экологическую эффективность автотрофного биогенеза по сравнению с внутриматериковыми регионами (Волжским бассейном). Это вполне соответствует феноменальному явлению «многоформности и динамичностью» лесов Юга Дальнего Востока (по Б.П. Колесникову). Сложный лесообразовательный процесс, слагающийся из возрастных, вековых и восстановительных смен, препятствует их приближению к устойчиво коренному состоянию.

Установлено также, что в направлениях от сублитоморфных возвышенных равнин (плакоров) вниз к гидроморфным супераквальным местоположениям и вверх по ксероморфным склонам хребтов отрицательные отклонения от идеального лесообразовательного процесса становятся все более существенными. И только на плоских, вновь сублитоморфных, гребнях хребтов аллометрический коэффициент возрастает, приближаясь к плакорной величине.

4. Анализ нисходящей (детритной) ветви биологического круговорота, проведенный по морфологическим характеристикам почвенного профиля, показал следующее. В лесах маньчжурских фратрий, отличающихся наибольшей производительностью зеленой массы и повышенными температурами почвы, разложение и минерализация мертвой органики идут наиболее интенсивно, а процесс гумификации ослаблен, поэтому лесная подстилка и горизонт A_1 имеют незначительные мощности. Наименее продуктивные аянские пихтово-еловые леса охотской фратрии, произрастающие в условиях низких температур и повышенной влажности почвы, отличаются слабым разложением подстилки и медленной эволюцией инфильтрующегося органического вещества. В листовничниках процессы минерализации подстилки так же значительно ослаблены, поэтому гумусовый горизонт (вернее смешанный горизонт A_0A_1) достигает максимальных мощностей, что свидетельствует о низких темпах биологического круговорота.

На этом контрастном фоне детритной ветви метаболизма своеобразным феноменом выступает елово-широколиственные леса буферной маньчжурско-охотской фратрии. Эти леса производят наибольшую массу зеленого вещества, однако разложение лесной подстилки здесь идет медленнее, чем поступление в нее ежегодного опада. Уменьшается также доля мортмассы, идущая на минерализацию. Усиление процессов синтеза гуминовых веществ ведет к росту мощности гумусового горизонта. Все это указывает на то, что подзолообразовательный процесс здесь получает наибольшее развитие.

5. По морфологическим характеристикам иллювиально-метаморфического горизонта В, а также по структуре элементарной морфосистемы «склон» оценена

зрелость почвы, служащая, согласно (Н.И. Мамай), одним из наиболее важных показателей уровня развития всего природного комплекса. На основе анализа бинарных связей свойств гор. В (мощности, оглиненности, защебненности) с крутизной склона установлены соотношения двух альтернативных процессов – элювиальных (внутрипочвенного выветривания, подзолообразования и лессивирования) и склоновых, преимущественно дефлюкционных.

По таксономическим нормам и распределению мощностей горизонта В, а также по его механическому составу наиболее зрелыми, т.е. максимально близкими к климаксовому состоянию, являются буро-таежные почвы елово-широколиственных и лиственничных лесов, относящихся к буферным флористическим фратриям – соответственно маньчжурско-охотской и маньчжурско-ангаридской. Второе место по степени зрелости занимают бурые лесные почвы маньчжурских широколиственных и кедрово-широколиственных лесов. Наименее зрелыми оказываются буро-таежные оподзоленные почвы аянских пихто-еловых лесов – представителей охотской флоры, с малой и реже умеренной мощностью горизонта В, с большим содержанием хрящеватого песка и щебня и с весьма незначительным оглинением. Эти леса доминируют на теневых склонах, где в условиях относительно низких температур биотические и почвенные процессы существенно замедлены.

В. Общие выводы

1. Использование количественных показателей моно- и полисистемной организации лесного покрова Приамурской субпацфики позволило более строго обосновать и существенно углубить известные (А.Н. Криштофович, В.Н. Васильев, В.Б. Сочава, Б.П. Колесников и др.) представления об эволюционном характере произошедшего здесь лесообразовательного процесса, основанного на флористическом богатстве лесных фитоценозов и включающего многообразие их сукцессионных смен. Удалось более цельно представить закономерности и причинные механизмы формирования буферных лесных сообществ, столь характерных для экотонных систем.

Ярким примером таких сообществ служат елово-широколиственные и неморальные пихтово-еловые леса маньчжурско-охотской фратрии. Они отличаются от лесов не только своих базовых, но и других фратрий, прежде всего, более мощным развитием древесного яруса и наиболее высоким классом бонитета, с сохранением от маньчжурских лесов максимального флористического разнообразия древостоя, подлеска и напочвенного покрова. Эти буферные лесные образования характеризуются также наиболее высокими запасами скелетной, зеленой и общей фитомассы. Скорость разложения мортмассы здесь замедлена, что дает наиболее мощную лесную подстилку, однако ослабление процессов минерализации сопровождается усилением синтеза гуминовых веществ, поэтому мощность гумусового горизонта почвы достигает высоких значений. Наконец, наиболее интенсивно идут процессы иллювиирования, лессиважа и внутрипочвенного выветривания, благодаря чему почвы этих лесов оказываются наиболее зрелыми, максимально приближенными к климаксовому состоянию.

Таким образом, произошло не простое трансзональное смешение маньчжурской мезофильной и охотской флор. Сформировались буферные лесные экосистемы с более развитой структурой и с более разнообразным функционированием по сравнению с экосистемами базовых флор. Эти лесные формации оказались наибо-

лее близкими к эволюционному климаксу, по терминологии А.Н. Криштофовича, как последней, наивысшей стадии развития растительности при данных зонально-региональных климатических условиях. Как известно (В.Н. Васильев), климакс формируется миграционными процессами в растительном покрове, т.е. теми движущими силами его эволюции, которые как раз и создают буферные лесные сообщества.

2. Установлена дисконформность (рассогласование) двух характеристик полисистемной организации регионального геопространства – структурной и функциональной. Лесообразовательные процессы в окраинно-материковом секторе Тихоокеанского мегаэктона создали единую («однополярную») пространственно упорядоченную региональную систему структурных фитоценологических связей между микроландшафтами. Вместе с тем, функциональное (метаболическое) пространство оказалось «многополярным» – раздробленным на отдельные блоки со своими векторами отношений включения. Анализ такой дисконформности позволил наметить очаги современных лесообразовательных процессов и наиболее вероятные направления дальнейших функционально-структурных изменений лесного покрова. Переходы лесных сообществ отдельных микроландшафтов из одного (структурного) экотипа в другой (функциональный) и одновременное усложнение всей системы межкомплексных отношений и связей правомерно рассматривать как определенные механизмы зарождения новых фитоценологических структур.

3. В целом результаты проведенного эмпирико-статистического моделирования позволили насытить конкретным содержанием и углубить выдвинутые ранее концептуальные положения (Б.А. Юрцев, Э.Г. Коломыц, Д.В. Панфилов) о Тихоокеанском мегаэктоне Северной Евразии как очаге эволюционных фитоценологических и ландшафтообразующих процессов в континентальной биосфере.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 14–05–00032–а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алисов Б.П. Климат СССР. М.: Изд-во МГУ, 1956. 127 с. – **Алисов Б.П., Полтараус Б.В.** Климатология. М.: Изд-во МГУ, 1974. 300 с. – **Андреев В.Л.** Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука, 1980. 142 с. – **Арманд А.Д.** Информационные модели природных комплексов. М.: Наука, 1975. 126 с. – **Арманд А.Д.** Самоорганизация и саморегулирование географических систем. М.: Наука, 1988. 260 с. – **Арманд Д.Л.** Происхождение и типы природных границ // Изв ВГО. 1955. Т. 87. С. 266-278. – **Арманд Д.Л.** Некоторые задачи и методы физики ландшафта // Геофизика ландшафта. М.: Наука, 1967. С. 7-24. – **Архипов С.А., Николаев В.А.,** ред. История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. Юг Дальнего Востока. М.: Наука, 1972. 423 с. – **Ахметьева Н.П.** Палеогеография Нижнего Приамурья. М.: Наука, 1977. 111 с.

Базилевич Н.И. Продуктивность, энергетика и биогеохимия наземных экосистем Тихоокеанского кольца // Вопросы географии. 1981. Сб. 117. С. 146-208. – **Базилевич Н.И.** Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука, 1993. 293 с. – **Базилевич Н.И., Гребенщиков О.С., Тишков А.А.** Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. 297 с. – **Базилевич Н.И., Родин Л.Е.** Географические закономерности продуктивности и круговорота химических элементов в основных типах растительности Земли // Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. Л.: Наука, 1969. С. 24-33. – **Базилевич Н.И., Титлянова А.А.** Биологический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных экосистемах. Новосибирск: Наука, 2008. 380 с. – **Баркалов В.Ю., Еременко Н.А.** Флора природного заповедника «Курильский» и заказника «Малые Курилы» (Сахалин-

ская область). Владивосток: Дальнаука, 2003. 285 с. – **Белая Г.А.** Экология доминантов Камчатского крупнотравья (водный режим). М.: Наука, 1978. 123 с. – **Блютген И.** География климатов. Т. 2. М.: Прогресс. 1973. 402 с. – **Бобров Е.Г.** Некоторые черты новейшей истории флоры и растительности Южной части Дальнего Востока // Ботанич. журн. 1980. Т. 65, № 2. С. 172-183. – **Будыко М.И.** Эволюция биосферы. Л.: Гидрометеиздат, 1984. 488 с. – **Букс И.И.** Методика составления и краткий анализ корреляционной эколого-фитоценотической карты Азиатской России м. 1: 7 500 000 // Эколого-фитоценотические комплексы Азиатской России. Иркутск: Ин-т географии Сибири и Дальн. Востока, 1977. С. 15-54. – **Быков Б.А.** Геоботанический словарь. Алма-Ата: Изд-во «Наука» Казахской ССР, 1973. 214 с.

Вальтер Г. Общая геоботаника. Пер. с нем. М.: Мир. 1982. 261 с. – **Василевич В.И.** Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 247 с. – **Васильев В.Н.** Растительность северной части вулканического кольца Тихого океана // Изв. ВГО. 1944 а. Т. 76, вып. 5. С. 223-240. – **Васильев В.Н.** О взаимоотношениях «маньчжурской» и «охотской» растительности и флоры // Ботанич. журн. 1944 б. Т. 29, № 5. С. 161-170. – **Васильев В.Н.** Закономерности процесса смен растительности // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. Вып. II. С. 365-403. – **Васильев В.Н.** Флора и палеогеография Командорских островов. М.; Л., 1957. 260 с. – **Васильев В.Н.** Происхождение флоры и растительности Дальнего востока и Восточной Сибири // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. III. С. 361-457. – **Васильев Н.Г., Ефремов Д.Ф., Розенберг В.А., Сапожников А.П., Чемин В.Н.** Краткий очерк лесной растительности бассейна реки Яй (Северный Сихотэ-Алинь) // Комаровские чтения. Вып. XXIV. 1976. С. 3-29. – **Величко А.А., Ахлестина Е.Ф., Борисова О.К. и др.** Восточно-Европейская равнина // Изменение климата и ландшафтов за последние 65 миллионов лет. М.: ГЕОС, 1999. С. 43-83. – **Викторов А.С.** Основные проблемы математической морфологии ландшафта. М.: Наука, 2006. 252 с. – **Витвицкий Г.Н.** Климат // Южная часть Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 70-96. – **Воробьев Д.П.** Растительность Курильских островов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 92 с. – **Воронов А.Г.** Биогеографические наблюдения на островах Тихого океана // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. 1972. № 2. С. 11-21. – **Воскресенский С.С.** Динамическая геоморфология. Формирование склонов. М.: Изд-во МГУ, 1971. 229 с. – **Выгодская Н.Н.** Радиационный режим и структура горных лесов. Л.: Гидрометеиздат, 1981. 261 с. – **Высоцкий Г.Н.** О фито-типологических картах, способах их составления и их практическом значении // Почвоведение. 1909. № 2. С. 98-119. – **Высоцкий Г.Н.** Избранные труды. М.: Сельхозгиз, 1960. 435 с.

Ганзей К.С. Ландшафтообразующие факторы и их роль в пространственной дифференциации ландшафтов Курильских островов // Географические и геоэкологические исследования на Дальнем Востоке. Вып. 6. Владивосток: Дальнаука, 2010. С. 22-32. – **Ганзей К.С.** Ландшафты и физико-географическое районирование Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2010. 214 с. – **Ганзей С.С.** (ред.). Геосистемы Дальнего Востока России на рубеже XX – XXI веков. Т. I. Природные геосистемы и их компоненты. Владивосток: Дальнаука, 2008. 428 с. – **Гарцман И.Н.** Проблемы географической зональности и дискретность гидрометеорологических полей в горных условиях муссонного климата // Тр. ДВНИГМИ. 1971. Вып. 35. С. 3-31. – **Гвоздецкий Н.А.** О высотной зональности как основной закономерности ландшафтной дифференциации горных стран // Вопросы ландшафтоведения (Материалы к VI-му Всесоюз. совещ. по вопросам ландшафтоведения). Алма-Ата: Отдел географии АН Каз. ССР, 1963. С. 14-22. – **Гвоздецкий Н.А.** Ландшафтная карта и схема физико-географического районирования Закавказья // Ландшафтное картографирование и физико-географическое районирование горных стран. М.: Изд-во МГУ, 1972. С. 97-118. – **Геннадиев А.И.** Возраст почв как фактор дифференциации почвенного покрова в высокогорье (Приэльбрусье) // Проблемы комплексного геогр. изучения и освоения горных территорий. VII Съезд Геогр. об-ва СССР. Секция VI. Л.: Геогр.

об-во СССР, 1980. С. 61-64. – **Геренчук К.И., Миллер Г.П., Трохимчук С.В.** О морфологической структуре горных ландшафтов (на примере Украинских Карпат) // Вопросы ландшафтоведения (Материалы к VI-му Всесоюз. совещ. по вопросам ландшафтоведения). Алма-Ата: Отдел географии АН Каз. ССР, 1963. С. 33-40. – **Герасимов И.П.** Экологические проблемы в прошлой, настоящей и будущей географии Мира. М.: Наука, 1985. 247 с. – **Герасимов И.П.** Проблемы глобальной геоморфологии. М.: Наука, 1986. 207 с. – **Герасимов И.П., Величко А.А.** (ред.). Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. Атлас-монография. М.: Наука, 1982. 156 с. – **Гиттерман Р.Е., Голубева Л.В., Заклинская Е.Д. и др.** Основные этапы развития растительности Северной Азии в антропогене // Тр. Геолог. ин-та АН СССР. М.: Наука, 1968. 233 с. – **Геттнер А.** География. Ее история, сущность и методы. Пер. с нем. Л.; М.: Гос. изд-во, 1930. 416 с. – **Глазовская М.А.** Геохимические основы типологии и методики исследований природных ландшафтов. М.: Изд-во МГУ, 1964. 230 с. – **Глазовская М.А.** Общее почвоведение и география почв. М.: Высш. школа, 1981. 400 с. – **Глазовская М.А.** Геохимия природных и антропогенных ландшафтов СССР. М.: Высш. школа, 1988. 328 с. – **Горшков В.Г.** Физические и биологические основы устойчивости жизни. М.: ВИНТИ, 1995. 470 с. – **Грабков В.К., Худяков Г.И.** Вулканические ландшафты и физико-географическое районирование Курильских островов // Исследование и конструирование ландшафтов Дальнего Востока и Сибири. Владивосток, 1993. С. 28-47. – **Григорьев А.А.** Закономерности строения и развития географической среды. М.: Мысль, 1966. 382 с. – **Грин А.М., Ананьев Л.М., Куликов Ю.Н., Утехин В.Д.** Сравнительные исследования структуры и функционирования природных и природно-технических систем // Структура, динамика и развитие ландшафтов. М.: Ин-т географии АН СССР, 1980. С. 82-100. – **Гришин С.Ю., Крестов. П.В., Верхолат В.П., Левус А.П.** Влияние катастрофических извержений вулкана Ксудач (Камчатка, 1907 г.) на лесную растительность // Комаровские чтения. Вып. XLIII. Владивосток: Дальнаука, 1997. С. 210-244. – **Гусев Е.М.** Экологическая роль почвенных вод и их ресурсы // Водные ресурсы. 1990. № 5. С. 110-121.

Джеррард А.Дж. Почвы и формы рельефа. Комплексное геоморфолого-почвенное исследование. Пер. с англ. Л.: Недра, 1984. 208 с. – **Добровольский Г.В., Никитин Е.Д.** Функции почв в биосфере и экосистемах. М.: Наука, 1990. 261 с. – **Добровольский Г.В., Никитин Е.Д.** Экология почв. М., Наука, 2006. 362 с. – **Докучаев В.В.** Избранные сочинения. Т. III. Картография, генезис и классификация почв. М.: Гос. изд-во сельскохоз. лит-ры, 1949. 446 с. – **Дылис Н.В.** Основы биогеоценологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. 151 с. – **Дьяконов К.Н.** Информационный подход к анализу организации геосистем топологического уровня // Вопросы географии. Сб. 127. Моделирование геосистем. М.: Мысль, 1986. С. 111-122. – **Дьяконов К.Н., Пузаченко Ю.Г.** Теоретические вопросы островного ландшафтоведения // Горизонты географии. К 100-летию К.К. Маркова. М.: Изд-во МГУ, 2005. С. 14-17. – **Дюшофур Ф.** Основы почвоведения. Эволюция почв. М.: Прогресс, 1970. 591 с.

Жучкова В.К., Зонов Ю.Б., Горяченков В.А. Методические приемы ландшафтных исследований вулканических районов Камчатки // Ландшафтный сборник. М.: Изд-во МГУ, 1973. С. 117-137.

Залетаев А.С. Экотонные экосистемы как географическое явление и проблемы экотонизации биосферы // Современные проблемы географии экосистем. М.: Ин-т географии АН СССР. 1984. С. 53-55. – **Залетаев А.С.**, ред. Экотоны в биосфере. М.: Ин-т водных проблем РАН, 1997. 329 с. – **Злотин Р.И.** Экологические проблемы биоты и устойчивость геосистем // Изв. АН СССР. Сер. географич. 1987. № 6. С. 45-51. – **Зонн С.В.** О процессах подзоло- и псевдообразования и проявления последнего в почвах СССР // Почвоведение. 1969. № 3. С. 3-11.

Иванов А.Н. Ландшафтные особенности островов Северо-Западной Пацифики // Изв. РГО. 2005. Т. 137, вып. 4. С. 48-54. – **Иванов А.Н.** Проблемы изучения ландшафтов островов // Изв. РГО. 2009. Т. 141. Вып. 4. С. 4-11. – **Иванов Г.И.** Почвообразование на

Юге Дальнего Востока. М.: Наука, 1976. 200 с. – **Ивашкевич Б.А.** Дальневосточные леса и их промышленное будущее. Москва; Хабаровск: Дальгиз, 1933. 168 с. – **Ивашкевич Б.А.** Дальневосточные леса и их промышленное будущее. Хабаровск: ДВ ОГИЗ, 1933. – **Ивашутина Л.И., Николаев В.А.** Изучение контрастности ландшафтных сопряжений в целях обоснования физико-географического районирования // Ландшафтоведение. М.: Изд-во МГУ, 1972. С. 59-73. – **Игнатьев Г.М.** Тропические острова Тихого океана. М.: Мысль, 1979. 270 с. – **Исаков Ю.А., Казанская Н.С., Тишков А.А.** Зональные закономерности динамики экосистем. М.: Наука, 1986. 150 с. – **Исаченко А.Г.** Основные проблемы ландшафтоведения горных стран // Вопросы ландшафтоведения (Материалы к VI-му Всесоюз. совещ. по вопросам ландшафтоведения). Алма-Ата: Отдел географии АН Каз. ССР, 1963. С. 6-13. – **Исаченко А.Г.** Основы ландшафтоведения и физико-географическое районирование. М.: Высшая школа, 1965. 327 с. – **Исаченко А.Г.** Ландшафты СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. 320 с.

Карпухин С.С., Карягин П.М. Атмосферные осадки и распределение влаги в чехле склоновых отложений // Прогнозно-географический анализ территории административного района. М.: Наука, 1984. С. 66-70. – **Карпухин С.С., Карягин П.М., Рогогаева Т.П.** Процессы выветривания. Склоновые процессы // Прогнозно-географический анализ территории административного района. М.: Наука, 1984. С. 60-66. – **Кастлер Г.** Азбука теории информации // Теория информации в биологии. М.: Изд-во иностр. лит., 1960. С. 9-53. – **Керженцев А.С.** Флуктуации, метаморфозы и эволюция почв // Экология и почвы. Избранные лекции X Всероссийской школы. Октябрь 2001 г. Т. IV. Пушино: Пушинский науч. центр РАН, 2001. С. 18-24. – **Керженцев А.С.** Функциональная экология. М.: Наука, 2006. 259 с. – **Кожевников А.Е.** Комаровская концепция вида и проблемы ботанической географии Российского Дальнего Востока: Сурегасеае // Комаровские чтения. Вып. XLIII. Владивосток: Дальнаука, 1997. С. 5-81. – **Колесников Б.П.** Кедровые леса Дальнего Востока // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сер. ботан. 1956. Т. 2 (4). М.; Л.: Изд-во АН СССР. 263 с. – **Колесников Б.П.** Высокогорная растительность Среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток: Дальневост. книжн. изд-во, 1969 а. 106 с. – **Колесников Б.П.** Растительность // Южная часть Дальнего Востока. М.: Наука, 1969 б. С. 206-250. – **Коломыц Э.Г.** Ландшафтные исследования в переходных зонах. М.: Наука, 1987. 117 с. – **Коломыц Э.Г.** Экотон как объект физико-географического исследования // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1988. № 5. С. 24-36. – **Коломыц Э.Г.** Эколого-географические аспекты изучения горной тайги Среднего Урала // Тр. Ин-та экологии растений и животных. 1979. Вып. 128. С. 51-83. – **Коломыц Э.Г.** Организация и устойчивость хвойнолесных экосистем на бореальном экотоне Русской равнины // Изв. РАН. Сер. географич. 1995. № 3. С. 37-51. – **Коломыц Э.Г.** Полиморфизм ландшафтно-зональных систем. Пушино: ОНТИ ПНЦ РАН. 1998, 311 с. – **Коломыц Э.Г.** Бореальный экотон и географическая зональность. Атлас-монография. М.: Наука, 2005. 390 с. – **Коломыц Э.Г.** Локальные механизмы глобальных изменений природных экосистем. М.: Наука, 2008. 427 с. – **Коломыц Э.Г., Юнина В.П., Сидоренко М.В., Воротников В.П.** Экосистемы хвойного леса на зональной границе. Организация, устойчивость, антропогенная динамика. Нижний Новгород: Ин-т экологии Волж. бассейна РАН, 1993. 346 с. – **Комаров В.Л.** Ботанико-географические области бассейна Амура // Тр. СПб. об-ва естествоиспыт. 1897. Т. XXVIII, вып. 1. С. 35-46. – **Комаров В.Л.** Учение о виде растений (страница из истории биологии). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 212 с. – **Комаров В.Л.** Введение к флорам Китая и Монголии. Избр. соч. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 380 с. – **Короткий А.М.** Четвертичный период // История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. Юг Дальнего Востока. М.: Наука, 1972. С. 264-304. – **Короткий А.М., Волков В.Г., Гребенникова Т.А. и др.** Дальний Восток // Изменение климата и ландшафтов за последние 65 миллионов лет. М.: ГЕОС, 1999. С. 146-164. – **Короткий А.М., Коробов В.В., Скрыльник Г.П.** Аномальные природные процессы и их влияние на состояние геосистем Юга Российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2011. 264 с. – **Котляков В.М.** Избранные сочинения. Книга 2. Снежный покров Земли и ледни-

ки. М.: Наука, 2004. 447 с. – **Котляков В.М., Комарова А.И.** География. Понятия и термины. М.: Наука, 2007. 859 с. – **Крауклис А.А.** Проблемы экспериментального ландшафтоведения. Новосибирск: Наука, 1979. 232 с. – **Крестов П.В.** Эколого-фитоценотическая характеристика лесов широколиственно-хвойного пояса в бассейне реки Большая Уссурка Приморский край // Ботанич. журн. 1993. Т. 78, № 4. С. 116-122. – **Крестов П.В.** Растительный покров Командорских островов // Ботанич. журн. 2004. Т. 89, № 11. С. 1740-1762. – **Криштофович А.Н.** Геологический обзор стран Дальнего Востока. Л.; М., 1932. – **Криштофович А.Н.** Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. II. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. С. 21-87. – **Криштофович А.Н.** Происхождение флоры Ангарской суши // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. III. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 7-63. – **Куренцова Г.Э.** Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья. Новосибирск: Наука, 1973. 231 с.

Ливеровский Ю.А. Почвы // Южная часть Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 159-204. – **Лучицкий И.В.**, ред. История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. Камчатка. Курильские и Командорские острова. М.: Наука, 1974. 430 с.

Мазинг В.В. К вопросу эволюции биоценологических систем // Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. М.: Наука, 1970. С. 95-107. – **Максимова В.Ф.** Фитоиндикация в системе океан–материк // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М.: Наука, 1982. С. 149-162. – **Мамай И.И.** Динамика ландшафтов. М.: Изд-во МГУ, 1994. 167 с. – **Манько Ю.И.** Пихтово-еловые леса Северного Сихотэ-Алиня: естественное возобновление, развитие и строение. Л.: Наука, 1967. 244 с. – **Манько Ю.И.** Влияние современного вулканизма на растительность Камчатки и Курильских островов // Комаровские чтения. Вып. XXII. 1974. С. 5-31. – **Марков К.К.**, ред. Физическая география Мирового Океана. Л.: Наука, 1980. 362 с. – **Марков К.К., Лазуков Г.И., Николаев В.А.** Четвертичный период. Вып. III. М.: Изд-во МГУ, 1965. 435 с. – **Мархинин Е.К.** Вулканы и жизнь (Проблемы биовулканологии). М.: Мысль, 1980. 196 с. – **Мещеряков Ю.А.** Избранные труды. Рельеф и современная геодинамика. М.: Наука, 1981. 277 с. – **Миллер Г.П.** Ландшафтные исследования горных и предгорных территорий. Львов: Изд-во Львов. ун-та. 1974. 202 с. – **Мильков Ф.Н.** Физическая география: современное состояние, закономерности, проблемы. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1981. 398 с. – **Мильков Ф.Н., Гвоздецкий Н.А.** Физическая география СССР. Общий обзор. Европейская часть СССР. Кавказ. М.: Высш. Школа, 1986. 376 с. – **Миркин Б.М.** Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 137 с. – **Миркин Б.М., Розенберг Г.С.** Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. 134 с. – **Морозов Г.Ф.** Учение о лесе. Изд. 7-е. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1949. 368 с.

Нэф [Нееф] Э. О некоторых вопросах сравнительной экологии ландшафта // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. 1968. Вып. 19. С. 44-53. – **Нейштадт М.И.** О корейском кедре на Дальнем Востоке как «реликте» третичного времени // Докл. АН СССР. 1952. Т. 86, № 2. С. 425-428. – **Нейштадт М.И.** История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 404 с. – **Никольская В.В.** Палеогеография геоморфологического этапа и современные рельефообразующие процессы // Южная часть Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 49-64. – **Никольская В.В., Тимофеев Д.А.** Сравнение современной физико-географической зональности с зональностью эпохи максимального оледенения // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. 1966. № 12. – **Никольская В.В., Тимофеев Д.А., Чичагов В.П.** Природное районирование // Южная часть дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 301-344.

Одум Ю. Основы экологии. Пер. с англ. М.: Мир. 1975, 740 с. – **Одум Ю.** Экология. В 2-х т. Пер. с англ. М.: Мир, 1986. 328, 376 с. – **Осипов В.В.**, ред. Экосистемы теллермановского леса. М.: Наука, 2004. 340 с.

Панфилов В.Д. Центры эволюции и исторические миграции биоты Земного шара. Научный дневник. М.: Ин-т географии РАН, 2005. 448 с. – **Перельман А.И.** Геохимия

ландшафта. М.: Высш. школа, 1975. 341 с. – **Петухов И.П.** Эколого-физиологические основы интродукции дальневосточных древесных и кустарниковых растений // Эколого-физиологические особенности древесных пород на Дальнем Востоке в связи с перезимовкой. Владивосток: Ботанический Сад ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 3-15. – **Пианка Э.** Эволюционная экология. Пер. с англ. М.: Мир, 1981. 399 с. – **Погребняк П.С.** Основы лесной типологии. Киев: Изд-во АН УССР, 1955. 452 с. – **Поливанов В.С.** Почвенный покров как сложная географическая система // Прогнозно-географический анализ территории административного района. М.: Наука, 1984. С. 82-97. – **Полынов Б.Б.** Кора выветривания. Часть первая. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. 242 с. – **Полынов Б.Б.** Географические работы. М.: Географгиз, 1952. 399 с. – **Преображенский В.С.** О системе методов общей физической географии // Методы ландшафтных исследований. М.: Наука, 1969. С. 7-34. – **Преображенский В.С.** Организация, организованность ландшафтов (препринт). М.: Ин-т географии АН СССР, 1986. 20 с. – **Пузаченко Ю.Г.** Инвариантность геосистем и их компонентов // Устойчивость геосистем. М.: Наука, 1983. С. 32-41. – **Пузаченко Ю.Г.** Пространственно-временная иерархия геосистем с позиции теории колебаний // Вопросы географии. Сб. 127. Моделирование геосистем. М.: Мысль, 1986. С. 96-111. – **Пузаченко Ю.Г.** Основы общей экологии. М.: Изд-во МГУ, 1996. 133 с. – **Пузаченко Ю.Г.** Методологические основы географического прогноза и охраны среды. М.: Изд-во УРАО, 1998. 212 с. – **Пузаченко Ю.Г., Мошкин А.В.** Информационно-логический анализ в медико-географических исследованиях // Итоги науки. Медицинская география. Вып. 3. М.: ВИНТИ, 1969. С. 5-74. – **Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С.** Структура растительности лесной зоны СССР: Системный анализ. М.: Наука, 1981. 275 с.

Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с. – **Райс Р.Дж.** Основы геоморфологии. Пер. с англ. М.: Прогресс, 1980. 574 с. – **Раковская Э.М., Любушкина С.В., Пашканг К.В.** Ландшафтная карта Нечерноземной зоны РСФСР и возможности ее использования для целей сельского хозяйства // Вопросы географии. Сб. 124. Природные комплексы и сельское хозяйство. М.: Мысль, 1984. С. 107-120. – **Раменский Л.Г.** Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 334 с. – **Реймерс Н.Ф.** Природопользование. Словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 639 с. – **Рейт А.Т.** Растительность // Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. С. 257-299. – **Риклефс Р.Э.** Основы общей экологии. Пер. с англ. М.: Мир, 1979. 424 с. – **Роде А.А.** Почвообразовательный процесс и эволюция почв. М.: Географгиз, 1947. 141 с. – **Роде А.А.**, ред. Толковый словарь по почвоведению. М.: Наука, 1975. 286 с. – **Розен Р.** Принцип оптимальности в биологии. М.: Мир, 1969. 216 с. – **Розенберг Г.С.** Модели в фитоценологии. М.: Наука, 1984. 265 с. – **Роосааре Ю.М.** Определение количественных характеристик территориальной структуры ландшафтных единиц по типологической карте // Учен. зап. Тартуского ун-та. 1982. Вып. 563. С. 31-47. – **Рототаева Т.П., Симонов Ю.Г.** Элементарная морфолитосистема «склон» // Прогнозно-географический анализ территории административного района. М.: Наука, 1984. С. 57-59.

Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука. 1978. 352 с. – **Семкин Б.И.** Дескриптивные множества и их приложения // Исследования систем. 1. Анализ сложных систем. Владивосток: Тихоокеан. ин-т географии ДВНЦ АН СССР, 1973. С. 83-94. – **Симонов Ю.Г.** Основные свойства объектов географического прогнозирования и способы их формализованного описания // Проблемы регионального географического прогноза. М.: Наука, 1982. С. 112-193. – **Солнцев В.Н.** О некоторых фундаментальных свойствах геосистемной структуры // Методы комплексных исследований геосистем. Иркутск: Ин-т географии Сибири и Дальн. Востока. 1974. С. 26-36. – **Солнцев В.Н.** Системная организация ландшафтов. М.: Мысль, 1981. 239 с. – **Солнцев В.Н.** Полиструктурная концепция агроландшафта // Изменение природной среды. Глобальный и региональный аспекты. М.: Изд-во МГУ, 1997. С. 17-29. – **Солнцев Н.А.** Учение о ландшафте. Избранные труды. М.: Изд-во МГУ, 2001. 383 с. – **Соловьева В.В., Розенберг Г.С.** Современное представление об экотонах или теория экотонов // Успехи со-

временной экологии. 2006. Т. 126, № 6. С. 531-549. – **Сочава В.Б.** О генезисе и фитоценологии аянского темнохвойного леса // Ботанич. журн. СССР. 1944 а. Т. 29, вып. 5. С. 205-217. – **Сочава В.Б.** О происхождении природы северных полярных стран // Природа. 1944 б. № 4. С. 45-55. – **Сочава В.Б.** Вопросы флорогенеза и фитоценологии маньчжурского смешанного леса // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. II. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. С. 283-302. – **Сочава В.Б.** Новейшие вертикальные движения земной коры и растительный покров // Землеведение. 1950. Новая серия. Т. III (XLIII). С. 32-45. – **Сочава В.Б.** География и экология // Материалы V съезда Географического общества Союза ССР. Л., 1970. С. 131-136. – **Сочава В.Б.** Геотопология как раздел учения о геосистемах // Топологические аспекты учения о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1974. С. 3-86. – **Сочава В.Б.**, ред. Эколого-фитоценологические комплексы Азиатской России (Опыт картографирования). Иркутск: Ин-т географии Сибири и Дальн. Востока СО АН, 1977. 70 с. – **Сочава В.Б.** Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. 319 с. – **Сочава В.Б.** Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979. 189 с. – **Сочава В.Б.** Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука, 1980. 256 с. – **Сочава В.Б.** Избранные труды. Теоретическая и прикладная география. Новосибирск: Наука, 2005. 288 с. – **Сочава В.Б., Байборodin В.Н.**, ред. Корреляционная эколого-фитоценологическая карта. М-б 1: 7 500 000. Иркутск: Ин-т географии Сибири и Дальн. Востока СО АН СССР, 1977. 1 л. – **Спрыгин И.И.** Материалы к познанию растительности Среднего Поволжья // Научное наследие. Т. 11. М.: Наука, 1986. 512 с. – **Степанова К.Д.** Фитомасса сообществ и ее динамика // Биологическая продуктивность луговых сообществ Дальнего Востока (приокеанические районы). М.: Наука, 1981 а. С. 163-182. – **Степанова К.Д.** Флористический состав и строение сообществ // Биологическая продуктивность луговых сообществ Дальнего Востока (приокеанические районы). М.: Наука, 1981 б. С. 11-48. – **Сукачев В.Н.** Избранные труды. Т. 1. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука, 1972. 418 с.

Таргульян В.О. Основные закономерности генезиса и географии почв гумидных областей Тихоокеанского региона // Почвы островов и приокеанических регионов Тихого Океана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 5-18. – **Тимофеев-Ресовский Н.В., Тюрюканов А.Н.** Об элементарных биохорологических подразделениях биосферы // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Т. LXXI. Вып. 1. М.: Изд-во МГУ, 1966. С. 123-132. – **Титов И.А.** Взаимодействие растительных сообществ и условия среды. М.: Сов. Наука, 1952. 471 с. – **Тишков А.А.** Фитогенные механизмы устойчивости наземных экосистем // Факторы и механизмы устойчивости геосистем. М.: Ин-т географии АН СССР, 1989. С. 93-103. – **Тишков А.А.** Биосферные функции природных экосистем России. М.: Наука, 2005. 310 с. – **Толмачев А.И.** К истории формирования и развития темнохвойной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 156 с. – **Толмачев А.И.** Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с. – **Утехин В.Д.** Первичная биологическая продуктивность лесостепных экосистем. М.: Наука, 1977. 146 с. – **Ушаков С.А., Ясаманов Н.А.** Дрейф материков и климаты Земли. М.: Мысль, 1984. 206 с. – **Урусов В.М.** Генезис растительности и рациональное природопользование на Дальнем Востоке. Владивосток: ТИГ ДВНЦ АН СССР, 1988. 356 с. – **Фридланд В.М.** Влияние степени выветрелости почвообразующих пород на процессы формирования почв в различных биоклиматических зонах // Почвоведение. 1970. № 12. С. 5-15. – **Хаазе Г.** Изучение топических и хорических структур, их динамики и развития в ландшафтных системах // Структура, динамика и развитие ландшафтов. М.: Ин-т географии АН СССР, 1980. С. 57-81. – **Хаин В.Е.** Общая геотектоника. М.: Недра, 1973. 511 с. – **Харвей Д.** Научное объяснение в географии. Сокр. пер. с англ. М.: Прогресс, 1974. 502 с. – **Хильми Г.Ф.** Основы физики биосферы. Л.: Гидрометеиздат, 1966. 300 с. – **Хотинский Н.А.** Голоцен Северной Евразии. М.: Наука. 1977. 200 с. – **Худяков Г.И.** История развития рельефа // История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. Юг Дальнего Востока. М.: Наука, 1972. С.

64-234. – **Худяков Г.И.** Геоморфотектоника Юга Дальнего Востока. М.: Наука, 1977. 256 с.

Цыганенко А.Ф. География почв. Л.: Изд-во ЛГУ, 1972. 267 с. – **Швиденко А.З., Щепаченко Д.Г., Нильссон С., Болуй Ю.И.** Таблицы и модели хода роста и продуктивности насаждений основных лесообразующих пород Северной Евразии (нормативно-справочные материалы). М.: Междунар. ин-т прикладного системного анализа, 2008. 885 с. – **Шестаков А.С., Дроздов А.В.** Динамика ландшафтов и деградация окружающей среды // Глобальные изменения и региональные взаимосвязи. Географический анализ. М.: Ин-т географии АН СССР, 1992. С. 98-121.

Цымек А.А., Соловьев К.П., Чумин В.Т. Леса Хабаровского края // Леса СССР. Т. 4. Леса Урала. Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 553-620.

Шварц С.С. Эволюция и биосфера // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. С. 213-228.

Эшби У.Р. Введение в кибернетику. Пер. с англ. М.: Изд-во иностр. лит., 1959. 432 с.

Юрцев Б.А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 159 с. – **Юрцев Б.А.** Ботанико-географическая характеристика Южной Чукотки // Комаровские чтения. 1978. Вып. XXVI. С. 3-62.

Armand A.D. Sharp and gradual timberlines as a result of species interaction // Landscape Boundaries. Consequences for biotic diversity and Ecological Flows. New-York; Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1992. P. 360-378.

Bailey R.G. Ecoregions. The Ecosystem Geography of the Oceans and Continents. New-York: Springer-Verlag, 1998. 176 p. – **Brigham-Grette J.** New perspectives on Beringian Quaternary paleogeography, stratigraphy, and glacial history // Quaternary Sci. Rev. 2000. V. 20. P. 15-24.

Hansen A.J., di Castry Fr. (Eds). Landscape Boundaries: Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flows. New York: Springer-Verlag, 1992. 452 p. – **Hopkins D.M.** The paleogeography and climatic history of Beringia during late Cenozoic Time // Inter-Nord. 1972. V. 12. – **Hulten E.** Flora of the Aleutian Islands and westernmost Alaska Peninsula with notes on the flora of the Commander Islands. 2nd ed Weinhei. 1960. 400 p. – **Hulten E.** Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford. 1968. 1008 p.

Kubota Y., Murata H., Kikuzawa K. Effects of topographic heterogeneity on tree species richness and stand dynamics in a subtropical forest in Okinawa Island, southern Japan // Journ. of Ecology. 2004. V. 92. P. 230-240.

Nakamura Y., Krestov P.V. Coniferous forests of the temperate zone of Asia. In Coniferous forests. Ser. Ecosystems of the World. 2005. V. 6. P. 163-220.

Odeh Inakwu O.A., McBratney A.B., Chittleborough D.J. Fuzzy-c-Means and Kriging for Mapping Soil as a Continuous System // Soil. Sci. Soc. Am. J. 1992. V. 56. P. 1848-1854.

Velichko A.A., B. Frensel B., Pecsì M. (Eds.). Atlas of Paleoclimates and Paleoenvironments of the Northern Hemisphere. Late Pleistocene – Holocene. Budapest: Geogr. Res. Inst. Hungar. Academy of Sci. 1991.

Wood C.A., Kienle J. Volcanoes of North America. New York: United States and Canada, 1990. 354 p.

Tatewaki M. Hultenia // Journ. Fac. Agricult. Hokkasido univ. 1963. V. 53, № 2. Sapporo. P. 133-199.